



Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique Centrale

Annette Hladik, Serge Bahuchet, Catherine Ducatillion, Claude Marcel Hladik

► To cite this version:

Annette Hladik, Serge Bahuchet, Catherine Ducatillion, Claude Marcel Hladik. Les plantes à tubercules de la forêt dense d'Afrique Centrale. *Revue d'Ecologie, Terre et Vie*, 1984, 39 (3), pp.249-290. hal-00387588

HAL Id: hal-00387588

<https://hal.science/hal-00387588>

Submitted on 20 Apr 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

HLADIK A., BAHUCHET S., DUCATILLION C. et
HLADIK C.M. (1984) — Les plantes à tubercules de la
forêt dense d'Afrique Centrale. *Revue d'Ecologie (Terre
et Vie)*, 39 : 249-290.

LES PLANTES A TUBERCULES DE LA FORET DENSE D'AFRIQUE CENTRALE

Annette HLADIK *, S. BAHUCHET **, Catherine DUCATILLION *
et C.M. HLADIK **

On pourrait penser que les tubercules et les autres formes végétales de « stockage » souterrain sont des systèmes d'attente caractérisant les milieux où un facteur drastique comme le froid ou la sécheresse, impose périodiquement aux plantes un stade de quiescence et qui permettent à la vie végétative de reprendre dès que les conditions lui redeviennent favorables.

Les observations que nous avons récemment effectuées au Gabon et dans la forêt dense de Centrafrique nous ont amenés à adopter un point de vue beaucoup plus nuancé. L'extrême diversité et l'abondance des formes souterraines végétales que nous y avons découvertes montrent que l'origine de ces systèmes de stockage souterrain pourrait se situer dans ce milieu humide et s'expliquer fort bien en faisant appel aux théories présentées par Hallé, Oldeman et Tomlinson (1978) sur les différentes phases d'attente et de croissance que les végétaux doivent nécessairement subir.

Bien entendu, c'est à l'interface du monde animal et végétal que l'on doit rechercher les pressions sélectives qui ont favorisé l'émergence de ces systèmes. Dans le cas particulier des tubercules où nous trouvons des formes à la fois riches en amidon et renfermant des quantités de protéines équivalentes à celles de l'albumen des graminées, on doit tenir compte de l'impact de tous les consommateurs potentiels, en particulier de celui des vertébrés et du rôle réciproque de la présence des tubercules dans leurs adaptations alimentaires. L'Homme, récemment apparu à l'échelle du déroulement de ces phénomènes évolutifs, fut très probablement un grand consommateur des tubercules sauvages, comme le sont encore les Pygmées (Bahuchet, 1982), avant d'utiliser un certain nombre d'espèces d'ignames (*Dioscorea* spp.) mises en culture depuis plus de 5 000 ans (Coursey, 1967, 1976).

La forme et la disposition des tubercules dans le sol ainsi que la morphologie des éléments dont ils sont issus, sont peu connues et généralement non introduites dans les diagnoses, alors qu'elles constituent les principaux caractères distinctifs pour certaines espèces d'ignames. Les difficultés que rencontrent les botanistes tropicaux pour l'identification des Dioscoreacées de forêt dense sembleraient essentiellement dues à cette lacune dans les descriptions.

* Laboratoire ECOTROP du C.N.R.S., 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

** E.R. du C.N.R.S. « Anthropologie Alimentaire Différentielle ».

Nous nous efforcerons donc, dans un premier temps, de préciser la morphologie des différentes espèces que nous avons observées après une excavation soigneuse et progressive du système racinaire. Certaines des plantes que nous décrivons n'étaient pas connues auparavant comme possédant des tubercules.

Les cycles de croissance et de reproduction de ces différentes espèces ont été également fort peu étudiés jusqu'ici. Ils posent les problèmes d'adaptation au milieu humide et de coévolution que nous avons évoqués précédemment. Nous apportons, dans ce domaine, des réponses dont certains aspects restent à compléter, en fonction des résultats de nos relevés quantitatifs, des essais de cultures à la station de Makokou (Gabon), à l'Institut de Mbaïki (Centrafrique) et dans les serres du Laboratoire de Brunoy (France), ainsi que par la comparaison des résultats de l'analyse biochimique des tubercules récoltés au cours de nos différentes missions sur le terrain de juin 1981 à décembre 1983.

Enfin, les hypothèses sur l'origine de ces formes à tubercules et sur le maintien du phénomène de tubérisation seront proposées et discutées par rapport à l'ensemble des observations nouvelles présentées dans cet article.

I. — DIVERSITE SPECIFIQUE DES FORMES A TUBERCULES DE LA FORET DENSE

Nous donnerons au terme « tubercule » une définition opérationnelle plutôt qu'anatomique : il peut s'agir d'une tige fortement déformée par les cellules de réserve, comme dans le cas bien connu de la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*) à la surface de laquelle on trouve des bourgeons dormants ; ou bien d'une partie du système racinaire qui peut subir un énorme développement en volume. La présence d'amidon sous forme de grains facilement observables au microscope, semble être le critère le plus net pour caractériser ces « réserves » des racines ou des tiges souterraines, dans le sens d'une potentialité énergétique qui influence le renouvellement de la partie aérienne de la plante mais constitue également une source de matière consommable pour le monde animal environnant.

Nous avons donc limité nos observations aux espèces qu'il était possible de repérer avec certitude sur le terrain afin de placer ce travail dans un contexte écologique, et de quantifier les différentes populations et leur production. Quelques formes à bulbes ou à rhizomes n'ont pas été prises en considération, leurs structures de réserve contenant généralement peu d'amidon. C'est en particulier le cas des orchidées.

Dans cette perspective le Tableau I ne doit donc pas être considéré comme un inventaire exhaustif ; nous y avons regroupé un ensemble d'espèces « à tubercules » observées dans la forêt dense d'Afrique, classées dans un ordre phylogénétique classique (cf. le *Flora of West Africa* de Hutchinson et Dalziel, 1954-1972). On remarque que les familles de Dicotylédones représentées, toutes tropicales, appartiennent à des ordres primitifs. Par contre, chez les Monocotylédones, on rencontre, à côté de groupes très évolués comme les graminées, certains éléments primitifs. Il s'avère en fait, comme nous le verrons ci-dessous, que l'importance quantitative (en termes de biomasse) des Monocotylédones et des Dicotylédones est du même ordre de grandeur.

Nous constatons d'abord la grande diversité des espèces à tubercules en forêt dense, avec souvent une ou deux espèces par famille, et même un cas où toutes les espèces d'un même genre sont des formes à tubercules (les ignames

TABEAU I

Liste des espèces à tubercules observées en forêt dense africaine, dans les régions de Makokou et de la Lopé (Gabon) et en Lobaye (Centrafrique).

| | Familles | Espèces | Formes biologiques |
|-----------------|---|--|-----------------------------------|
| CHLAMYDOSPERMES | GNETACEAE (famille monogénérique pantropicale) | <i>Gnetum africanum</i> <i>Gnetum bulchozianum</i> | Liane Liane |
| ANGIOSPERMES | | | |
| Dicotylédones | MENISPERMACEAE (Ordre des Ranales) | <i>Dioscoreophyllum cumminsii</i> (+ 2 ou 3 espèces) <i>Jateorhiza macrantha</i> <i>Stephania laetificata</i> | Liane Lianes Liane Liane |
| | CAPPARIDACEAE (Ordre des Capparidales) | <i>Ritchiea duchesnei</i> | Petit arbre |
| | COMBRETACEAE (Ordre des Myrtales) | <i>Combretum platypterum</i> | Liane |
| | ICACINACEAE (Ordre des Sapindales) | <i>Ikacina mannii</i> <i>Lavigeria macrocarpa</i> | Arbuste lianescent Liane |
| | LILIACEAE | <i>Pulicaria schweinfurthii</i> | Herbe |
| | | <i>Asparagus warneckei</i> | Liane |
| | | <i>Chlorophytum alismifolium</i> (+ autres espèces) | Herbe Herbes |
| | | <i>Gloriosa superba</i> | Herbe lian. |
| | CYANASTRACEAE | <i>Cyanastrum cordifolium</i> | Herbe |
| | ARACEAE | <i>Amorphophallus</i> spp. <i>Anchomanes difformis</i> | Herbe Herbe |
| Monocotylédones | AMARYLLIDACEAE | <i>Scadoxus cinnabarinus</i> | Herbe |
| | DIOSCOREACEAE | <i>Dioscorea sansibarensis</i> | Liane |
| | | <i>Dioscorea preussii</i> | Liane |
| | | <i>Dioscorea bulbifera</i> | Liane |
| | | <i>Dioscorea dumetorum</i> | Liane |
| | | <i>Dioscorea hirtiflora</i> | Liane |
| | | <i>Dioscorea semperflorans</i> | Liane |
| | | <i>Dioscorea praehensilis</i> | Liane |
| | | <i>Dioscorea mangelotiana</i> | Liane |
| | | <i>Dioscorea burkilliana</i> | Liane |
| | | <i>Dioscorea smilacifolia</i> | Liane |
| | <i>Dioscorea minutiflora</i> | Liane | |
| | GRAMINAE | <i>Atractocarpa olyraeformis</i> | Herbe |

Dioscorea spp.). Certaines espèces, en particulier chez les Ménispermacées du genre *Dioscoreophyllum*, nécessiteraient une étude plus approfondie du matériel d'herbier collecté, dont la liste figure en appendice. Des identifications resteraient également à préciser dans le genre *Chlorophytum* et chez les Aracées du genre *Amorphophallus* dont la systématique actuelle ne permet pas de déterminer clairement le nombre d'espèces présentes en forêt.

Cette diversification spécifique n'a pu être comparée à aucune autre donnée concernant les milieux forestiers tropicaux. Par contre, dans les savanes arborées africaines, Seignobos (1979) a répertorié les plantes « à réserves consommables » dont Plaigne (1977) avait fait une première compilation à partir des données bibliographiques. En recoupant l'inventaire non exhaustif de ces auteurs avec les observations de Ake Assi (communication personnelle) et le

résultat d'une prospection sur les ignames réalisée par deux d'entre nous à la limite des savanes de Centrafrique (à 150 km au Nord de Bangui), nous avons obtenu la liste suivante :

Cochlospermum tinctorium A. Rich. (Cochlospermaceae), arbuste.
Dimorphochlamys mannii Hook. f. (Cucurbitaceae), herbe lianescente.
Trochomeria macroura Hook. f. (Cucurbitaceae), herbe lianescente.
Sphenostylis stenocarpa (Hochst. ex A. Rich.) Harms (Papilionaceae), herbe lianescente.
Sphenostylis congesta A. Chev. (Papilionaceae), herbe lianescente.
Vigna stenophylla Harms (Papilionaceae), herbe.
Icacina senegalensis A. Juss. (Icacinaeae), arbuste.
Cissus populnea Guill. & Perr. (Vitaceae), liane.
Raphionacme brownii Sc. Elliot (Periplocaceae), herbe.
Brachystelma sp. (Asclepiadaceae), herbe.
Solenostemon rotundifolius (Poir.) J.K. Morton (Labiatae), herbe.
Amorphophallus spp. (Araceae), herbes.
Anchomanes diffornis Engl. (Araceae), herbe.
Dioscorea bulbifera L. (Dioscoreaceae), liane.
Dioscorea dumetorum (Kunth) Pax (Dioscoreaceae), liane.
Dioscorea quartiniiana A. Rich. (Dioscoreaceae), liane.
Dioscorea sagittifolia Pax (Dioscoreaceae), liane.
Dioscorea cf. lecardii De Wild. (Dioscoreaceae), liane.
Curculigo pilosa (Schum. & Thonn.) Engl. (Hypoxidaceae), herbe.
Tacca leontopetaloides (L.) O. Ktze. (Taccaceae), herbe.

Il existe, par conséquent, dans la forêt dense africaine comme dans les régions non forestières, un grand nombre de plantes qui accumulent des réserves souterraines. Sans préjuger des résultats qu'un inventaire complet pourrait seul apporter, cette forêt dense apparaît déjà comme un lieu privilégié où tous les types de végétaux à tubercules sont représentés avec de nombreuses variantes.

La seule étude exhaustive qui existe actuellement concerne l'Australie occidentale (Pate et Dixon, 1982) : 204 plantes à cormes, rhizomes ou tubercules ont été inventoriées sur un total d'environ 5 800 espèces dans cette vaste partie du monde qui comprend deux zones à climat inversé où la saison sèche est très marquée, ainsi qu'une vaste zone désertique. Beaucoup de ces espèces sont de petites plantes annuelles à réserves peu importantes. Notons néanmoins que 40 espèces environ, dont deux ignames, ont été citées comme étant utilisées par les aborigènes.

Les formes biologiques des espèces à tubercules de la forêt dense africaine sont des lianes pour la plupart (Tableau I, colonne de droite). Une seule espèce arborescente, peu connue et dont les tubercules ne sont pas consommables par l'homme, *Ritchiea duchesnei*, a été observée en Lobaye (Centrafrique). C'est un arbuste n'excédant pas 4 mètres de hauteur, qui se développe dans la terre remaniée des termittières, en lisière de forêt. Un certain nombre de formes herbacées sont également lianescentes ; mais il est vraisemblable qu'un nombre important de formes herbacées à très petits tubercules, non répertoriées dans la présente étude, existent également. La relative fréquence du port lianescent chez ces espèces qui ont la faculté de tubériser pose le problème des rapports entre la stratégie d'occupation de l'espace à partir des supports végétaux déjà en place et la stratégie de croissance périodique que nous analyserons dans notre dernier chapitre.

Parmi ces espèces à tubercules, les ignames (*Dioscorea* spp.) constituent un ensemble très important. Il en existe de nombreuses formes cultivées qui, avec les taros, d'origine asiatique et la patate douce et le manioc, d'origine américaine, sont les plantes tropicales à tubercules les mieux connues (cf. no-

tamment les travaux de M.-F. Trouslot, 1982 et 1983). Cependant, leurs alliées sauvages, et en particulier les espèces de forêt dense, qui constituent certainement l'une des souches des clones actuellement en culture, ont été beaucoup moins étudiées. Nous insisterons donc sur ces ignames sauvages, en présentant les espèces d'une façon plus approfondie que pour les autres familles.

TABLEAU II

Classification des onze espèces d'ignames sauvages rencontrées en zone forestière africaine.

Les noms vernaculaires sont notés en phonétique internationale (avec les tons) dans la langue des pygmées Aka.

| | | |
|---|--|---------------|
| Axe tournant vers la gauche, fruits allongés : | | |
| Section MACROURA : | <i>Dioscorea sansibarensis</i> Pax | |
| Section MACROCARPAA : | <i>Dioscorea preussii</i> Pax | dilélà zá pàé |
| Section OSOPHYTON : | <i>Dioscorea bulbifera</i> L. | mòtòmbó |
| Section LASIOPHYTON : | <i>Dioscorea dumetorum</i> (Kunth) Pax | dilélà |
| Axe tournant vers la droite, fruits larges : | | |
| Section ASTEROTRICHIA (présence de poils étoilés) : | | |
| | <i>Dioscorea hirtiflora</i> Benth. | |
| | <i>Dioscorea semperflorens</i> Uline | èsùmà |
| Section ENANTHIOPHYLLUM (les espèces rencontrées sont très proches et classées d'après la forme du tubercule) : | | |
| | <i>Dioscorea praehensilis</i> Benth. | èsàè |
| | <i>Dioscorea mangelotiana</i> J. Miège | ékulé |
| | <i>Dioscorea burkittiana</i> J. Miège | ngàngé |
| | <i>Dioscorea smilacifolia</i> De Wild. | bòbáká |
| | <i>Dioscorea minutiflora</i> Engl. | dibómú |

LES IGNAMES SAUVAGES

Les 11 espèces d'ignames sauvages présentes en région forestière sont classées dans le tableau II selon la systématique proposée par Knuth (1924) et remaniée par Burkill (1939) qui, le premier, a introduit pour les espèces africaines la description des tubercules en tête de chacune des sections. Cependant, les informations disponibles à cette époque étaient encore trop incomplètes, en particulier à propos de la section *Enanthiophyllum*. Ce sont les travaux de Miège (1950, 1958, 1968) qui nous ont servi de référence pour l'identification et le classement de cette section. Une mission à l'herbier de Genève a été effectuée par l'un des auteurs (A.H.) afin de revoir, avec J. Miège, l'ensemble des premiers échantillons que nous avons récoltés. Il existe, en effet, plus de 500 espèces du genre *Dioscorea*, décrites à partir d'échantillons de formes sauvages et de cultivars des différents continents ; mais il est certain que beaucoup seraient à mettre en synonymie et que cette « pulvérisation » du genre est en grande partie due au polymorphisme des ignames dont les feuilles peuvent être, sur une même tige, tantôt alternes, tantôt opposées et avec une ner-

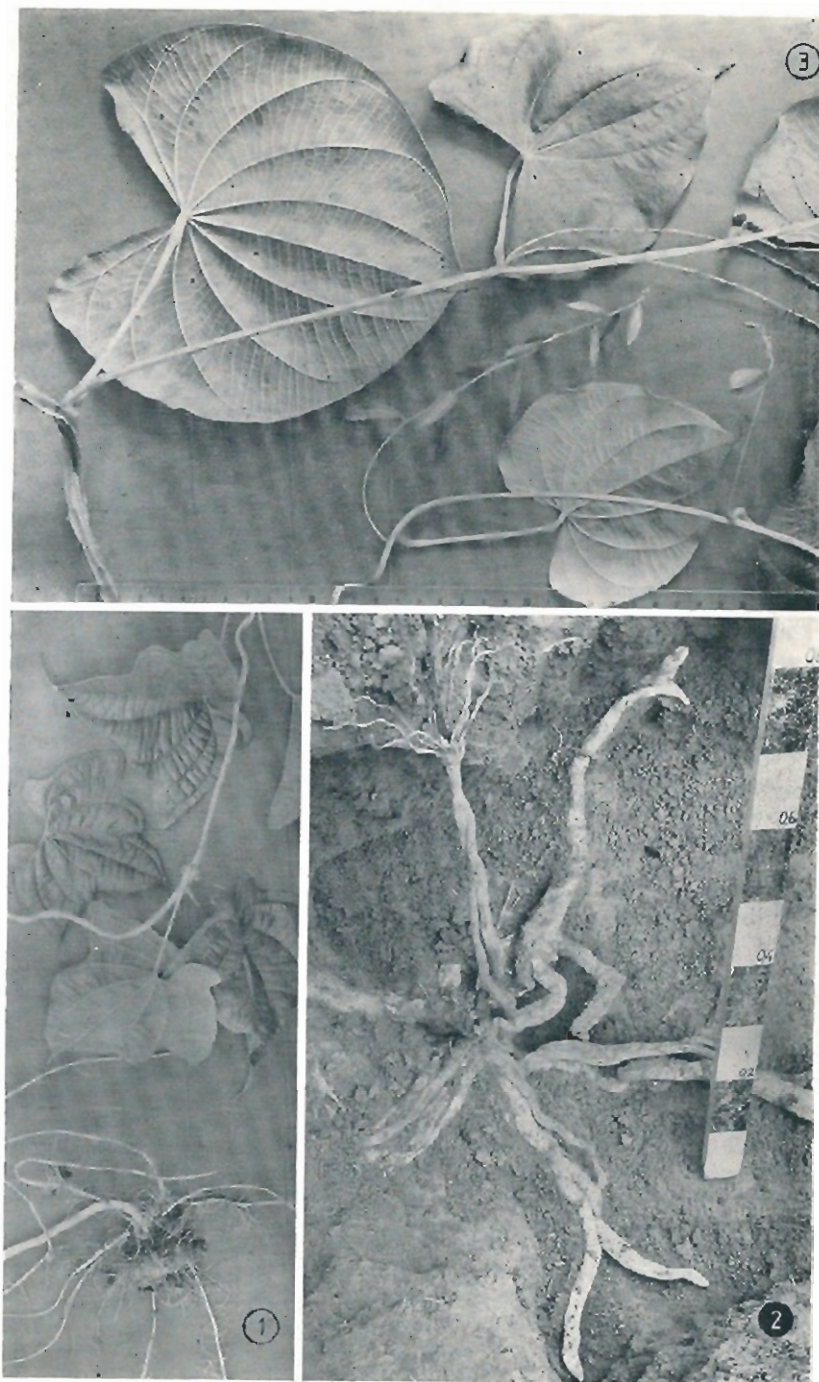


Figure 1. — Jeune individu de *Dioscorea sansibarensis* (AH4462).

Figure 2. — Le tubercule vermiforme et ramifié de *Dioscorea preussii* (AH4213) en cours d'excavation. L'échelle des profondeurs est en dm.

Figure 3. — Echantillons fertiles mâle (AH4444) et femelle (AH4445) de *Dioscorea preussii* : on remarque la tige ailée caractérisant cette espèce.

vation également assez variable. Beaucoup des travaux de de Wildeman (1937, 1938) et de Chevalier (1936, 1952) ont entraîné des confusions, ainsi que les descriptions de Jacques-Felix (1947) pour le Cameroun et de Walker (1952) pour le Gabon.

Les noms vernaculaires indiqués au tableau II, en transcription phonétique de la langue des pygmées Aka, sont d'une grande utilité. La plupart des espèces de forêt sont individualisées et nommées par eux. C'est à partir des informations qu'ils nous ont fournies que nous avons commencé la récolte des ignames sauvages ; mais, comme pour tout travail à partir des données obtenues par des informateurs, il importe au botaniste de vérifier, cas par cas, la cohérence des informations.

Tous les ignames sont des lianes dioïques dont la floraison s'effectue le plus souvent lorsque la plante a envahi le sommet des arbres voisins. Les fruits déhiscent à 3 loges de forme variable (cf. Tableau II) laissent échapper six graines ailées dispersées par le vent. Pour certaines espèces, il existe également un mode de reproduction végétative par bulbilles, sorte de petits tubercules aériens qui se développent à l'aisselle des feuilles, tombent au sol et peuvent germer après une levée de dormance et lorsque les conditions externes deviennent favorables.

Dans les descriptions qui suivent, nous précisons en premier lieu la morphologie des parties souterraines, en ajoutant les caractéristiques les plus importantes des parties aériennes en tant que complément des descriptions morphologiques présentées par Burkill (1960).

Dioscorea sansibarensis (Figure 1) produit un tubercule globuleux peu profond. Le système racinaire s'étend radialement, presque à l'horizontale au-dessus du tubercule, à partir de la base de l'axe aérien (= racines adventives).

Cette espèce considérée comme toxique, est relativement peu fréquente. Nous l'avons observée dans les écotopes ouverts des lisières forestières, en Lobaye (Centrafrique) et au Gabon. Elle existe aussi en Afrique de l'Est et à Madagascar où le tubercule a été signalé comme pouvant atteindre plus de 30 kg (Perrier de la Bathie, cité par Burkill, 1937) ; on en trouverait également des formes cultivées. Elle se différencie des espèces suivantes par ses feuilles très découpées à l'état jeune, dont le long acumen renferme des bactéries fixatrices d'azote (Orr, 1923).

Des bulbilles de couleur violacée peuvent apparaître à l'aisselle des feuilles et assurer une multiplication végétative. La partie aérienne est annuelle tandis que le tubercule serait vivace.

Dioscorea preussii (Figures 2 et 3) se caractérise par un système tubérisé vermiforme très particulier. Le long tubercule blanc à peau fine et transparente se ramifie très profondément sous terre. Le départ des racines reste cependant, comme dans le cas précédent, localisé à la base de l'axe aérien et proche de la surface du sol. L'échantillon en cours d'excavation présenté sur la figure 2 se ramifiait jusqu'à 1,20 mètre de profondeur et son dégagement complet a nécessité un long travail de terrassement sur environ 2 m², pour obtenir un total de 4,3 kg de morceaux de tubercule frais. On comprend aisément pourquoi cette espèce a été désignée comme « non comestible » par tous nos informateurs, pygmées ou villageois : la dépense énergétique nécessaire à son extraction semble très supérieure à l'énergie contenue dans les parties éventuellement consommables. Cependant certains auteurs ont signalé ce tubercule comme consommé en période de disette.



Figure 4. — Echantillon mâle (AH4438) de *Dioscorea bulbifera* avec son tubercule. Une bulbille détachée de cette plante est présentée coupée par le plan médian.

Figure 5. — Le tubercule de *Dioscorea dumetorum* (AH4152) avec sa feuille trifoliolée caractéristique de l'espèce.

Figure 6. — Un tubercule de *Dioscorea hirtiflora* (AH4639) et son feuillage.

La tige ailée de cette espèce (Figure 3) permet également de la caractériser par rapport aux autres *Dioscorea* d'Afrique, tandis que ses feuilles, toujours alternes et à nervures nombreuses (9 à 15) peuvent ressembler à celles de *D. bulbifera*. Le cycle de développement de la partie aérienne est annuel et l'on nous a signalé que, sous forme de jeunes pousses, les tiges étaient consommées comme « asperges ».

Le développement de *D. preussii* est également particulier. Sur la plantule, l'axe aérien apparaît dès le stade à une feuille. Cette première feuille a d'ailleurs été considérée par certains auteurs (Lawton et Lawton, 1967 et 1969) comme un deuxième cotylédon émergeant, réfutant ainsi la place des Dioscoreacées parmi les Monocotylédones. En effet, chez d'autres espèces d'ignames, l'axe aérien n'apparaît qu'au stade à deux feuilles ou plus. Des études anatomiques importantes ont déjà été effectuées (Queva, 1894 et Ayensu, 1972) mais il serait indispensable de les poursuivre sur les espèces forestières africaines.

Dioscorea bulbifera (Figure 4) présente un tubercule de faible volume (50 à 100 g), peu profond, avec un système racinaire de surface comme dans les exemples précédents. Il est toxique avec une pulpe de couleur jaune sous une peau rougeâtre. La tige annuelle, ronde et lisse, porte de larges feuilles alternes.

En fait, comme son nom l'indique, la principale caractéristique de cette espèce est de produire une grande quantité de bulbilles dont les formes sphériques ou anguleuses sont variables d'une plante à l'autre. La reproduction végétative par bulbilles existe aussi chez *D. sansibarensis*, ainsi que chez *D. semperflorens* et *D. hirtiflora*, mais elle semblerait particulièrement efficace chez *D. bulbifera*, ce qui explique sa grande fréquence dans les milieux anthropisés : bords de pistes et anciennes plantations en lisière de forêt. Lorsque les tiges sont coupées, après chaque débroussaillage, la plupart des bulbilles déjà formées peuvent se développer en donnant naissance à une tige et à un nouveau tubercule.

Ces bulbilles sont toxiques mais également reconnues comme ayant certaines vertus médicamenteuses et l'on en conserve différents clones dans les jardins de case. Il existe aussi des clones cultivés de *D. bulbifera* dont les bulbilles de grande taille (150 à 200 g) sont consommées après cuisson mais dont le tubercule n'est pas utilisé.

Dioscorea dumetorum (Figure 5) produit un tubercule multilobé à chair toxique blanche dont le poids peut dépasser 5 kg. Il se forme à faible profondeur et peut déborder largement au-dessus du sol. Les racines, toujours très développées en surface sont également nombreuses au niveau du tubercule, d'où elles émergent d'excroissances dures qui donnent à l'ensemble un aspect épineux.

Les parties aériennes annuelles sont couvertes de grosses épines et portent des feuilles à trois folioles qui ne permettent de confondre cette espèce avec aucune autre (*D. quartiniiana* qui a des feuilles à 3 ou 5 folioles, n'existe pas en région forestière ; il est présent au Nord de Bangui, en sympatrie avec *D. dumetorum*).

C'est cependant la très forte toxicité de cette espèce, due à la présence de dioscine (Bevan *et al.*, 1956) qui est la cause la plus probable de beaucoup d'empoisonnements mortels après consommation d'ignames, signalés au Gabon et en Centrafrique. L'alcaloïde toxique est soluble dans l'eau ; il peut donc être

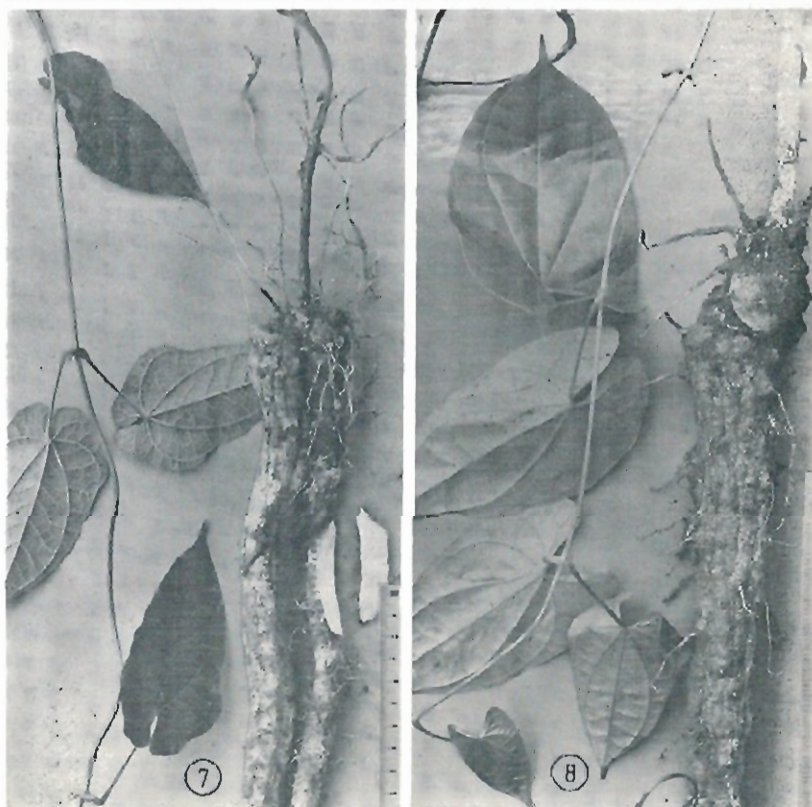


Figure 7. — Le départ du tubercule vertical de *Dioscorea semperflorens* (AH4232).

Figure 8. — Autre tubercule vertical allongé mais qui peut s'étendre par des lobules latéraux : *Dioscorea praehensilis* (AH4158).

Figure 9. — Fenillage et cataphylles d'un échantillon femelle (AH443) de *Dioscorea praehensilis*.

éliminé par trempage après cuisson et découpage du tubercule, ce qui est une façon de consommer cette espèce sauvage dans la région de Bangui. Il existe aussi des formes cultivées non toxiques de cette espèce, d'où la confusion possible de ces formes avec le type sauvage.

D. dumetorum est d'ailleurs peu cultivé en Centrafrique (région de la Lobaye) où la forme sauvage abonde, tandis qu'au Gabon (région de Makokou) où nous ne l'avons pas observée à l'état sauvage, il en existe plusieurs clones dans les plantations. Dans les savanes et les lisières forestières de la région de la Lopé (Gabon) nous avons retrouvé cette espèce à l'état sauvage.

Dioscorea hirtiflora (Figure 6) possède un tubercule allongé de taille modeste qui peut se développer en diverticules séparés. Il est comestible.

C'est encore une forme fréquente en savane, présente au Nord de Bangui, que nous n'avons trouvée qu'exceptionnellement en lisière de forêt, notamment en Lobaye (Centrafrique) et à la Lopé (Gabon).

Les tiges sont velues, de même que les feuilles dont les poils étoilés caractérisent la section *Asterotricha* (Tableau II). La présence de bulbilles de forme allongée cylindrique plus ou moins tordus en S, permet la reproduction végétative.

Dioscorea semperflorens (Figure 7) est une espèce beaucoup plus fréquente en région forestière, dont le long tubercule comestible s'enfonce à la verticale très profondément dans le sol. Les Pygmées ont inventé un outil spécial pour le récolter : c'est un cône évidé fait de plaquettes de bois attachées à un long manche (Bahuchet, 1975). Ils enfoncent cette tarière jusqu'à 2 mètres de profondeur pour ramener à la surface les morceaux successifs du tubercule à chair blanche poisseuse qui peut être consommée même à l'état cru.

La plus grande partie des racines se trouvent à la partie supérieure du tubercule localisé à 15-20 cm sous la surface du sol. Quelques-unes partent également de la base de l'axe aérien, à un niveau plus superficiel.

Comme pour l'espèce précédente, de la section *Asterotricha*, les feuilles et les tiges aériennes annuelles sont couvertes de poils étoilés. *D. semperflorens* peut être relativement fréquente par endroits, favorisée sans doute par la multiplication végétative grâce à de petites bulbilles violettes cylindriques. Son aire de répartition était jusqu'à présent restreinte au Congo (Miège, 1968).

Dioscorea praehensilis (Figure 8) présente une assez grande variabilité dans la forme du tubercule. Dans la forêt de la Lobaye (Centrafrique) où il est abondant et très recherché par les Pygmées, il se présente le plus souvent sous la forme d'un cylindre vertical, moins allongé et plus épais, toutefois, que l'espèce ci-dessus, avec une chair violacée sous une peau relativement fine. Des tubercules à plusieurs lobes cylindriques ou à formes plus globuleuses ont été trouvés au Nord de Bangui. La plus grande partie des racines se développe en surface à partir du dessus du tubercule et deviennent épineuses en vieillissant, assurant ainsi une certaine protection au tubercule.

L'axe aérien, épineux, présente des cataphylles (feuilles réduites) opposées et des rameaux axillaires opposés (Figure 9), ce qui permet de bien caractériser cette espèce par rapport aux autres ignames dont les feuilles sont de forme voisine.

Partant de ce critère, nous avons observé en Centrafrique, ainsi qu'au Gabon (où la forme sauvage de *D. praehensilis* n'a pas été trouvée), un certain nombre de cultivars que nous rattachons à cette espèce (cf. Chevalier, 1909) plutôt qu'au complexe *D. cayensis*-*D. rotundata* (Miège, 1982). Les espèces

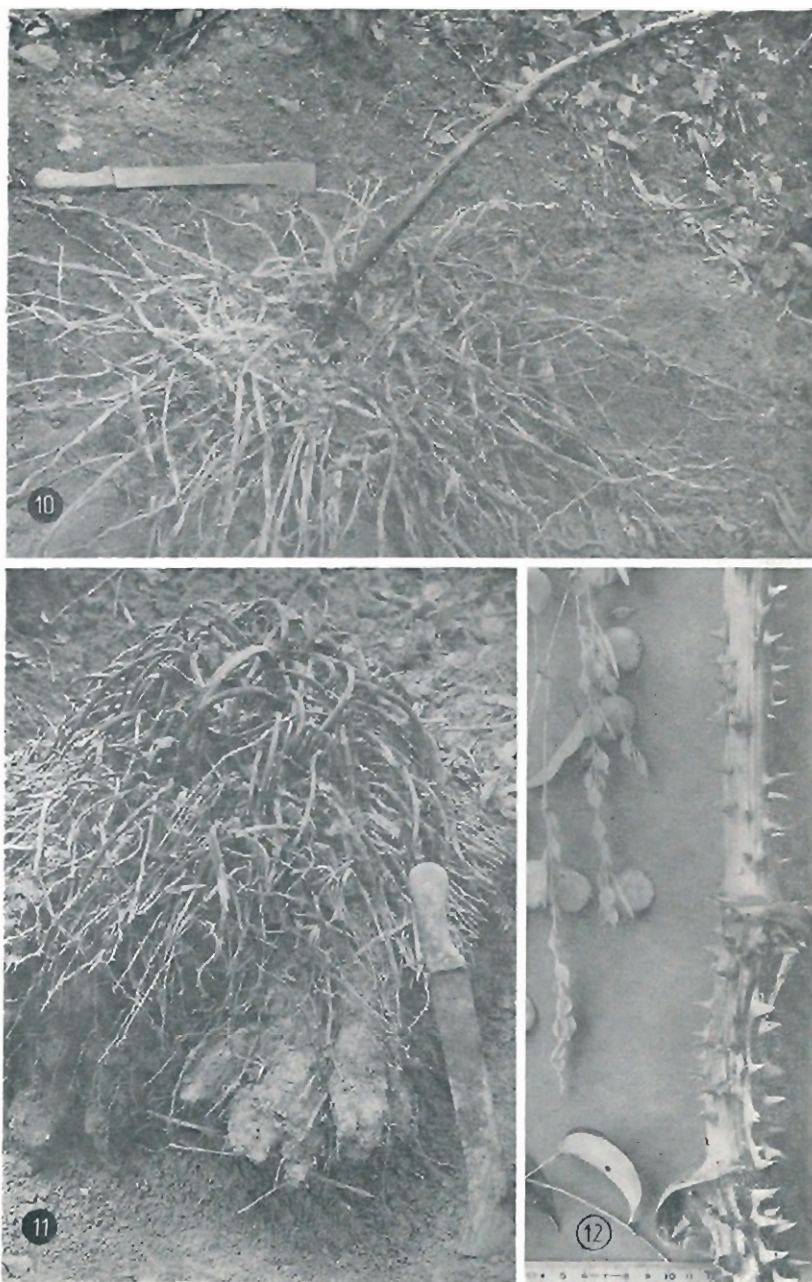


Fig. 10. — Aspect superficiel des racines épineuses de *Dioscorea mangelotiana* (AH4207).

Figure 11. — Le même tubercule de *D. mangelotiana* après son dégagement.

Figure 12. — L'axe aérien caractéristique de *D. mangelotiana* (AH4294) montrant la cataphylle unique ainsi que des fruits encore immatures.

D. cayenensis Lamk. et *D. rotundata* Poir. décrites respectivement en 1789 et 1813 sur des cultivars américains d'origine africaine ne correspondent à aucune forme sauvage mais incluent des caractères génétiques de différentes espèces africaines dont elles seraient issues par croisement.

Dioscorea mangelotiana (Figures 10, 11 et 12) possède le plus gros tubercule que nous ayons observé. Il peut atteindre 200 kg environ ; toutefois nous n'avons pas pu effectuer sur le terrain la pesée des plus gros spécimens. Cet énorme tubercule est bien protégé en surface par un réseau de fortes racines épineuses qui se développent à partir de la partie supérieure lignifiée du tubercule (Figure 10).

Les parties comestibles plurilobées de ces grosses formes, localisées à 0,70 mètre de profondeur, sont de couleur blanche sous une écorce fine ; mais elles deviennent fibreuses et de couleur brun-rose en vieillissant. De petites racines épineuses apparaissent alors à leur surface (Figure 11).

Cette espèce décrite par Miège (1958) est restée longtemps mal connue malgré son aspect spectaculaire. En fait, les formes jeunes sont très différentes des gros tubercules décrits ci-dessus, à tel point qu'on croit qu'il s'agit d'une autre espèce. Dès la première année, un petit tubercule peut atteindre 100 g environ (obtenu en serre à Brunoy). Le deuxième axe aérien qui se développe à partir de ce tubercule à un aspect particulier, marqué de nombreuses taches subéreuses que les pygmées repèrent pour déterrer le tubercule consommable dès ce stade. Les formes plus âgées, toujours entièrement comestibles, peuvent excéder 5 kg.

Lorsque la plante a développé ses racines épineuses de surface (à un âge qui reste indéterminé), l'axe aérien prend un aspect caractéristique, de gros diamètre (3 cm), épineux et avec une cataphylle unique tous les 20 cm environ (Figure 12). Cette tige s'accroît très vite (80 cm par jour) pour atteindre le sommet des arbres où les fleurs et les fruits apparaissent. Les fruits de *D. mangelotiana* sont caractéristiques par rapport à ceux très semblables des autres espèces de la Section *Enanthiophyllum* avec la présence d'une tache noire à l'intérieur des 3 loges. Le cycle de reproduction que nous avons observé à Makokou s'étend sur deux années ; après quoi la tige se dessèche et un autre axe aérien se développe.

On trouve ces grosses formes sous le couvert de la forêt dense ainsi que dans les lisières et les défrichements ; mais dans ce dernier cas, les gros tubercule laissés en place au moment de l'abattage des arbres peuvent avoir subsisté depuis de nombreuses années.

Le potentiel de croissance rapide de cette espèce nous fait suspecter qu'elle entre dans le patrimoine génétique des formes cultivées et les travaux en cours sur le polymorphisme enzymatique des ignames (Hamon et Touré, 1982) devraient apporter dans ce domaine de bons éléments de réponse.

Dioscorea burkilliana (Figure 13) est également une grosse forme de forêt dense décrite par Miège en 1958 ; l'échantillon de Makokou (Gabon) totalement dégagé, présenté sur la figure, pesait 32 kg avec seulement 2 kg de parties comestibles. En effet, la morphologie des parties souterraines diffère de ce que nous avons vu ci-dessus : les racines superficielles partent bien d'un plateau lignifié, mais celui-ci est séparé des tubercules proprement dits qui se développent en profondeur, à l'extrémité d'extensions digitées.

A chacun de ces trois éléments qui caractérisent les parties souterraines de cette espèce (ainsi que des deux suivantes) ne correspond aucun terme bota-

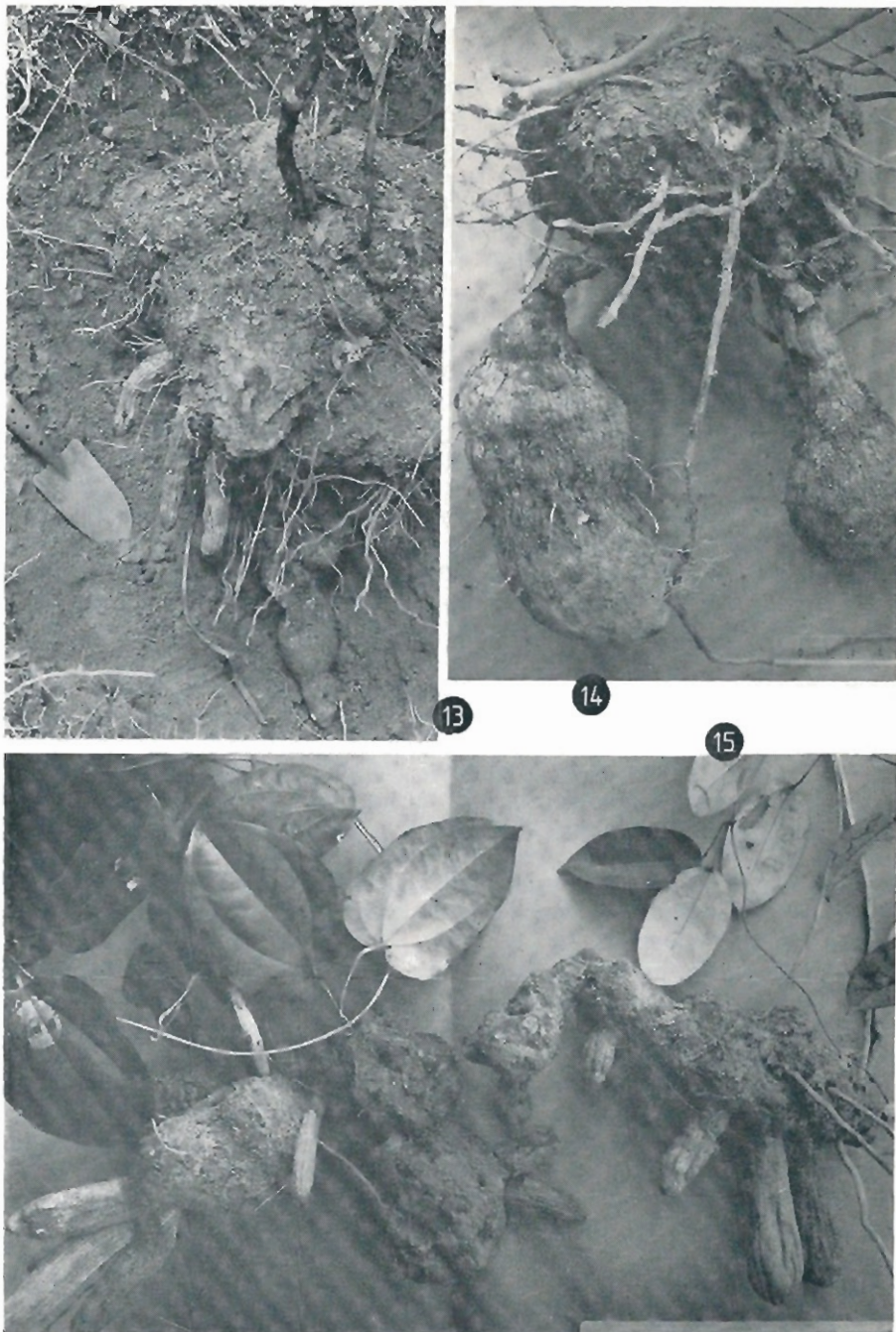


Figure 13. — Morphologie des parties souterraines de *Dioscorea burkilliana* (AH4287) dont on voit les expansions « mossoué » sous le plateau ligneux « mbolo » d'où partent les racines. Une partie comestible, « Yoko », en cours de formation, est visible en bas.

Figure 14. — Les parties comestibles « yoko » de *D. burkilliana* sont montrées ici sur un échantillon cultivé à Makokou (AH4245).

Figure 15. — Comparaison des structures souterraines de *Dioscorea burkilliana* (à gauche, SB486) à celles de *D. smilacifolia* (à droite, SB487).

nique précis : nous proposons de reprendre en phonétique française les termes de la langue des Pygmées Aka (d'après Bahuchet, 1982) :

— « Mbolo » désigne le plateau ligneux superficiel qui, en coupe, présente des stries d'accroissement.

— « Mossoué » correspond aux extensions digitées qui se développent au-dessous et sont parfois décrites comme des tubercules. Elles renferment effectivement de l'amidon, mais sont très fibreuses et non comestibles pour l'homme.

— « Yoko » s'applique à la partie comestible, sphérique ou allongée et parfois constrictée qu'on peut trouver à l'extrémité des extensions digitées et qui s'en sépare facilement et reste en terre si l'on arrache trop brutalement la plante.

Il existe des formes cultivées très voisines de cette forme sauvage de *D. burkilliana*, qui pourraient éventuellement être d'introduction récente à partir de souches récoltées en forêt. Elles produisent des parties comestibles « yoko » plus grosses et de façon plus régulière (Figure 14). Nous avons observé ces cultivars dont il n'était pas, jusqu'à présent, fait mention dans les listes des formes cultivées, en Centrafrique (région de la Lobaye) chez les Ngbaka et les Ngando, ainsi qu'au Gabon (région de Makokou) chez les Fang et les Bakota. Il s'agit, dans tous ces cas, de plantations des régions forestières et cet igname est considéré comme une entité bien différente de la forme sauvage que seuls les pygmées consomment.

La tige aérienne, décrite comme annuelle mais qui pourrait persister plus longtemps, porte de grosses épines et des cataphylles réduites formant des bourrelets épineux. Les feuilles et les fleurs très odoriférantes ont un aspect voisin de celles des autres espèces de la section *Enanthiophyllum*.

Dioscorea smilacifolia (Figure 16) produit des tubercules selon un modèle très comparable à l'espèce ci-dessus, les parties comestibles « yoko » se trouvant à l'extrémité d'expansions digitées « mossoué », sous un plateau ligneux « mbolo » (Figure 15) ; mais les expansions « mossoué » deviennent beaucoup plus longues chez cette espèce (20 à 50 cm) avant que ne se développe la partie comestible (Figure 16).

La partie aérienne présente des tiges épineuses d'un aspect caractéristique (Figure 17) qui sont persistantes. Les feuilles à trois nervures rappelant celles du genre *Smilax* sont caractérisées par les nervures latérales très proches du bord du limbe.

Dioscorea minutiflora (Figure 18) est également une espèce forestière dont les tubercules présentent les mêmes différenciations que les espèces ci-dessus. Les parties souterraines sont plus superficielles car les expansions « mossoué » poussent à l'horizontale et atteignent couramment 70 à 80 cm de long avant que ne se forment les parties comestibles « yoko » sphériques de 200 à 300 g. Cette espèce présente la particularité d'émettre des stolons rigides au ras du sol, qui s'enracinent et reforment de nouveaux tubercules (Miège, 1950) et cela rend très aléatoires les comptages des individus en place.

Les tiges aériennes sont épineuses et pérennes. Les feuilles sont généralement très larges et à cinq nervures ; mais, comme pour les autres espèces d'ignames, la variabilité de la forme et de la disposition des feuilles en fait un mauvais critère de reconnaissance spécifique : les pygmées ne s'y trompent pas et ne nomment ces espèces de forêt qu'après avoir trouvé et examiné la base de la tige.

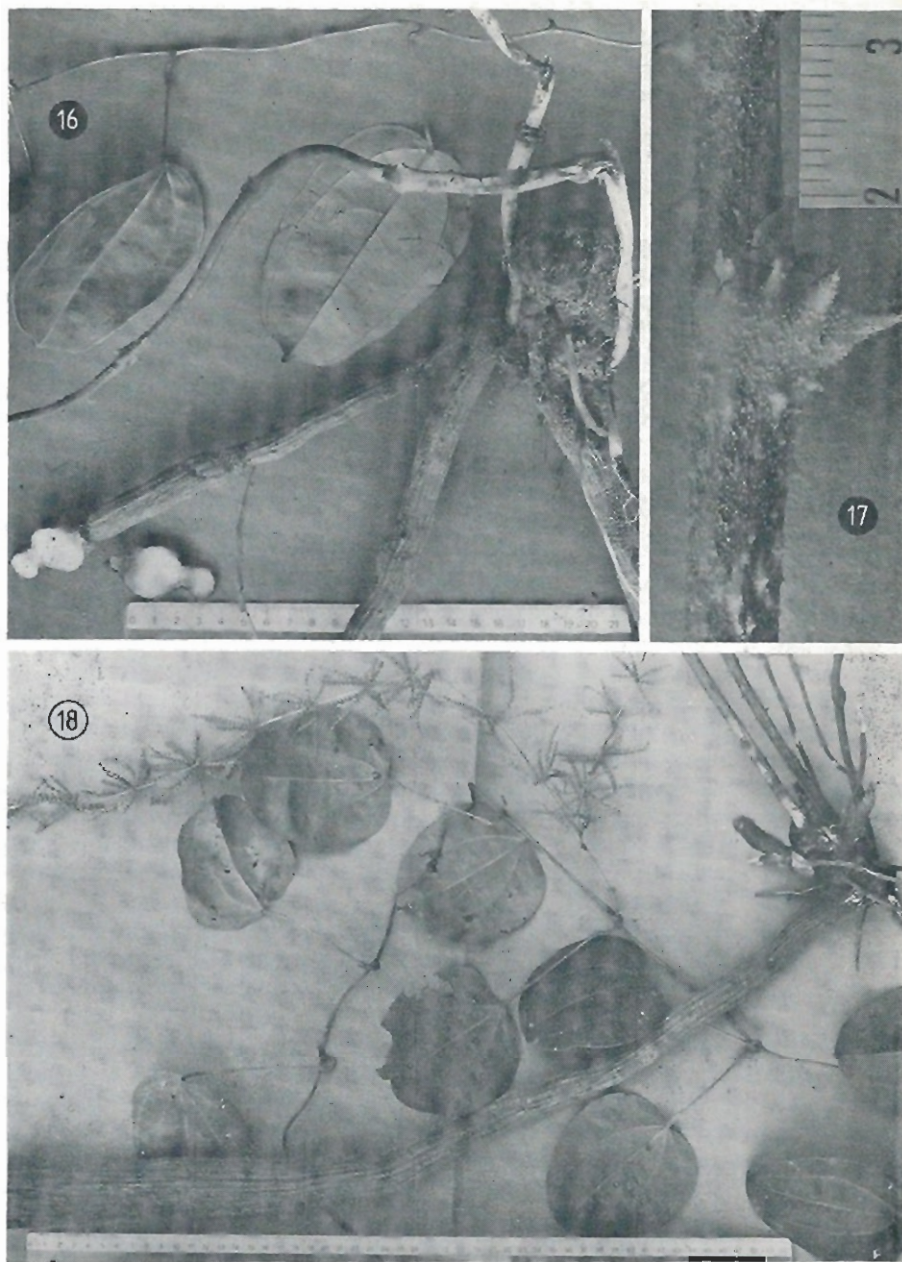


Figure 16. — Début de formation de la partie comestible « yoko » (partie coupée en deux) à l'extrémité d'une digitation « mossouë » de *Dioscorea smilacifolia* (AH4475).

Figure 17. — Détail de l'axe aérien caractéristique de *D. smilacifolia* (AH4497).

Figure 18. — Echantillon mâle (SB629) de *Dioscorea minutiflora* sur lequel apparaissent les départs de tiges multiples stolonifères et une longue digitation horizontale « mossouë ».

AUTRES ESPECES A TUBERCULES

Les formes d'ignames sauvages que nous avons présentées montrent déjà une grande diversité de morphologie des parties souterraines. Nous décrirons plus brièvement quelques autres espèces répertoriées au Tableau I, qui nous semblent particulièrement importantes, soit par l'expression d'une variante morphologique du tubercule, soit par le rôle qu'elles jouent dans l'écosystème, en tant que ressource alimentaire recherchée.

Les deux espèces du genre *Gnetum* sont généralement peu connues comme plantes à tubercules. Ce sont leurs feuilles, consommées hachées et cuites par toutes les ethnies de la région forestière, qui constituent un produit de cueillette important et que l'on trouve sur les marchés de Bangui et de Libreville. La racine de ces lianes peut s'épaissir et former un pivot renflé, assez fibreux et de diamètre modeste (quelques cm). Cette forme de tubercule est connue des pygmées Aka comme aliment de disette.

Beaucoup plus connus et consommés sont les tubercules des Ménispermacées du genre *Dioscoreophyllum* (Figure 19). Ces tubercules à chair blanche poisseuse et peau très fine sont comestibles même à l'état cru. Leur disposition à faible profondeur dans le sol forestier en favorise la disponibilité pour les consommateurs potentiels. Ils serpentent à 10 ou 15 cm sous la surface et peuvent s'allonger sur plus d'un mètre. Etant très fragiles, ils sont toujours extraits par petits morceaux lorsque les pygmées les détachent, ce qui implique une reproduction végétative possible à partir des fragments laissés en place dans le sol par les hommes ou tout autre consommateur animal. Cette plante n'est pas connue comme ayant été cultivée, mais des expériences de fragmentation en serre ont confirmé notre hypothèse de repousses à partir de fragments de tubercules.

Plusieurs espèces du genre *Dioscoreophyllum* dont la feuille est plus ou moins découpée mais qui produisent toutes la même sorte de tubercule vermiforme, ont été récoltées au Gabon et en Centrafrique. En nous référant à la monographie de Troupin (1962), une seule espèce a été identifiée : *Dioscoreophyllum cumminsii*. Il existe au moins une autre espèce à feuille découpée et fleur petite, présente au Gabon et éventuellement une autre en Centrafrique. La tige aérienne est très fine et velue ; la présence du tubercule est donc difficile à déceler. Par contre les grappes de fruits rouge vif de *D. cumminsii* sont très apparentes dans le sous-bois. Leur intense saveur sucrée les fait rechercher par les pygmées et très probablement par des mammifères et oiseaux qui contribuent à la dissémination des graines.

Une autre Ménispermacée correspond mieux à l'idée qu'on se fait de cette famille dont beaucoup d'espèces sont toxiques : *Jateorhiza macrantha* avec un tubercule fibreux contenant un latex jaune sous son écorce. Il peut peser plusieurs kg et se ramifie à 40 cm de profondeur environ. Il se développe en milieu ouvert.

Dans cette même famille, *Stephania laetificata* n'était pas connue comme plante à tubercule. Nous avons trouvé un élément racinaire tubérisé formé de plusieurs sphères partiellement constrictées jusqu'à une profondeur de 0,50 mètre, qui se prolonge par un axe racinaire simple à 1 mètre de profondeur environ. La pulpe d'aspect ruminé blanc-ocre sous une écorce fine et la forme de ce tubercule rappelle beaucoup ceux du genre *Lavigeria* (voir ci-dessous). Il est vraisemblable que d'autres lianes de la famille des Ménispermacées pro-

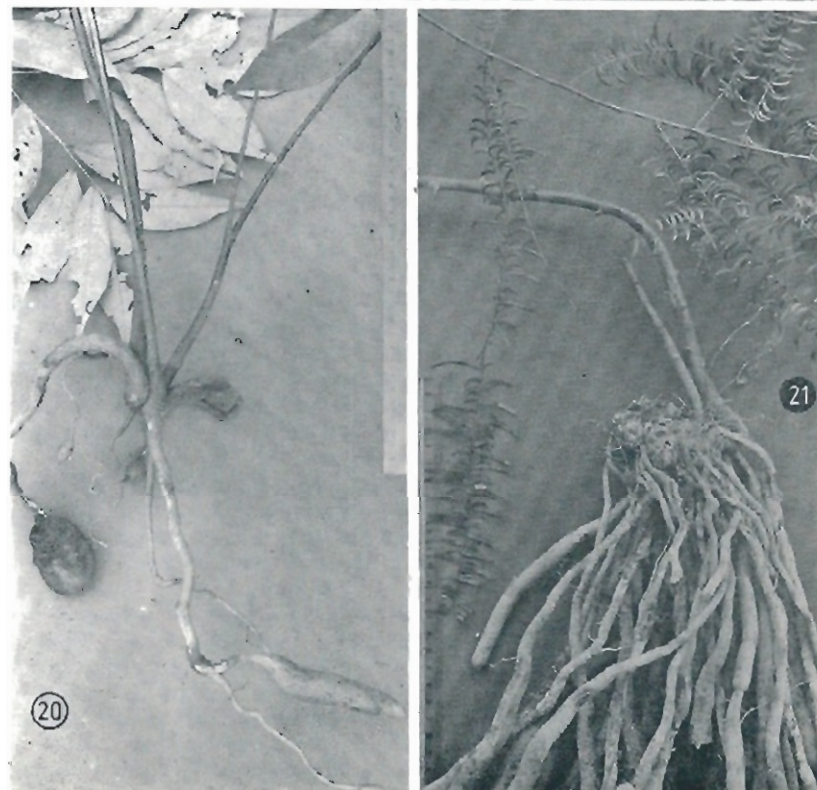


Fig. 19. — Une Menispermacée et son tubercule : *Dioscoreophyllum cumminsii* (AH238).

Figure 20. — Début de formation de tubercules sur les racines d'un petit arbre de forêt dense : *Ritchiea duchesnei* (AH4591).

Figure 21. — Echantillon d'*Asparagus warneckei* (AH4240).

duisent également des tubercules, mais une étude systématique reste à entreprendre pour le confirmer.

D'autres familles et d'autres genres mentionnés au Tableau I étaient également non répertoriés ou peu connus en tant que plantes à tubercules : une liane Combretacée assez commune, *Combretum platypterum* et la graminée *Atractocarpa olyraeformis* dont les réserves sont de taille modeste ; c'est le cas également de *Palisota schweinfurthii*, des espèces du genre *Chlorophytum*, de *Scadoxus cinnabarinus* et *Cyanastrum cordifolium*.

La seule forme arborescente que nous avons déjà mentionnée, *Ritchiea duchesnei* (Figure 20) a des racines assez superficielles qui sont renflées, à différents niveaux, d'excroissances cylindriques plus ou moins constrictées. Sur les arbustes plus âgés, ces renflements atteignent 8 à 10 cm de diamètre et se prolongent sur toute la longueur des racines. On ne connaît aucune utilisation à ce tubercule fibreux que nous avons récolté en Lobaye (Cenafrique), mais Ake Assi (communication personnelle) a observé des formes du même genre qui avaient un usage médicinal.

Dans la famille des Liliacées, *Asparagus warneckei* (Figure 21) possède des racines adventives renflées qui constituent une « griffe » avec le plateau lignifié dont elles sont issues. Ces parties tubérisées sont comestibles après détoxification et seraient utilisées au Gabon comme aliment de disette (Walker et Sillans, 1961). Les tubercules aplatis à deux ou trois lobes de *Gloriosa superba* ont un usage médicinal. Ces espèces se développent dans les lisières forestières et les autres milieux ouverts.

Chez les Aracées, on connaît bien les tubercules de ces plantes herbacées acaules que sont *Anchomanes difformis* et les différentes espèces du genre *Amorphophalus* (dont l'inventaire systématique n'est pas encore possible). Ces tubercules globuleux peuvent être utilisés comme aliment de disette.

Enfin, nous devons mentionner la famille des Icacinacées et ses deux espèces tout à fait remarquables par l'énorme développement du tubercule et par leur grande fréquence dans la forêt du Gabon. C'est particulièrement vrai pour *Lavigeria macrocarpa* (Figure 22) dont les tubercules sphériques dépassent 20 kg chez les individus âgés et se prolongent par un axe racinaire à plusieurs mètres de profondeur. Leur chair coriace blanche veinée d'ocre, n'est pas comestible. Les formes jeunes de cette espèce ont un allure arbustive ; elles se développent comme de grandes lianes ligneuses cauliflores dont le fruit est une grosse drupe rouge (Figure 23) avec une graine unique : c'est la plus grosse des « amandes » comestibles parmi toutes les espèces de la forêt dense (Figure 24) et la pulpe du fruit, de goût légèrement sucré, est également comestible. Il existe au Gabon une deuxième forme à fruit plus allongé (Hallé, 1974) qui constitue vraisemblablement l'espèce jumelle de *L. macrocarpa*, comme c'est le cas pour bien d'autres espèces de cette forêt où les phénomènes de spéciation semblent encore se poursuivre sous nos yeux (Florence et A. Hladik, 1980). *L. macrocarpa* est plus rare en Cenafrique ; un échantillon est cité par N. Hallé comme ayant été récolté à Boukoko, donc relativement près de nos terrains de récolte où aucun individu n'a été observé.

Une autre Icacinacée, *Icacina mannii* existe au Gabon, mais comme la précédente n'a pas été observée en Cenafrique. Elle se présente sous la forme d'un petit arbuste lianescent portant des drupes de couleur rouge. La partie souterraine, similaire à celle de *L. macrocarpa*, est beaucoup plus développée que la partie aérienne (par exemple : 375 g poids frais de tubercule contre

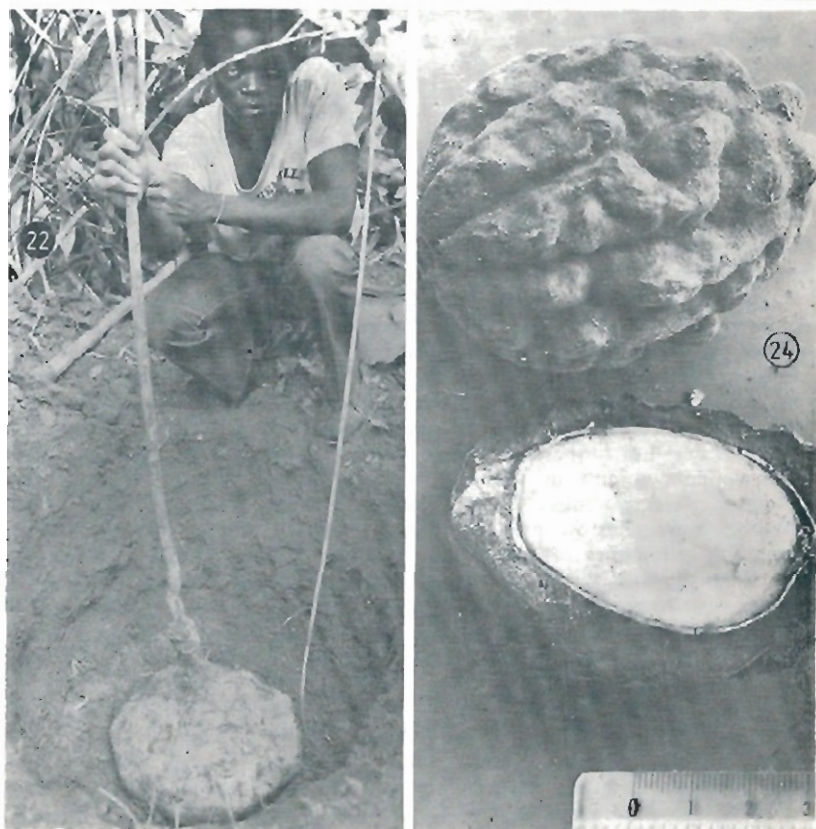


Figure 22. — Tubercule de *Lavigeria macrocarpa* encore en place après excavation.

Figure 23. — Fruit et fleurs avortées de la forme *L. macrocarpa* de la région de Libreville (AH4627). Poids frais du fruit : 430 g, dont 270 g de pulpe.

Figure 24. — Coupe du fruit de la forme *L. macrocarpa* de la région de Makokou (AH4241). Poids frais du fruit : 99 g (dont 49 g de pulpe).

50 g de tiges et de feuilles pour un individu récolté en forêt). C'est à propos des problèmes biologiques et écologiques relatifs au développement de ces parties souterraines que nous avons entrepris les études et les mesures exposées dans les pages qui suivent.

II. — REPARTITION SPATIALE ET DENSITES DE POPULATIONS

Les plantes à tubercules sont très communes dans toute la région forestière d'Afrique Centrale mais il nous a fallu, pour nous en rendre compte, utiliser des procédés de repérage assurant une fiabilité suffisante. Alors qu'au début de cette étude nous devions longuement chercher chacune des espèces, en particulier les différentes formes d'ignames sauvages, nous nous sommes rapidement aperçus, à chaque arrêt effectué au hasard le long d'une piste forestière, que plusieurs de ces espèces étaient partout présentes et bien visibles pour un œil exercé.

METHODES

Les comptages des individus des différentes espèces ont été effectués sur surfaces-échantillons afin de comparer les densités locales. Dans les parties de forêt dense mature où beaucoup de ces espèces lianescentes ont leur feuillage étalé au-dessus de la canopée, seule une tige fine est visible au niveau du sol : c'est le cas par exemple des formes encore jeunes de *Dioscorea mungenotiana* dont la tige de quelques millimètres de diamètre n'est pas encore épineuse mais se reconnaît à de petites taches claires subéreuses. Il est bien évident que dans ces conditions, seule une bande étroite de forêt peut être analysée dans sa totalité.

Dans les premiers relevés réalisés en Lobaye (Centrafrique) par l'un d'entre nous (S. Bahuchet) dès 1975, une équipe de pygmées recrutés localement parcourait la bande de terrain délimitée par un fil, afin de repérer les tiges d'ignames. Le contrôle rigoureux de la surface sur la totalité de sa largeur (25 mètres) était alors difficile, à cause d'une certaine « indiscipline » de nos collaborateurs occasionnels ; par contre leur vision précise et leur connaissance du terrain ont permis de répertorier de nombreuses tiges fines qui auraient échappé à notre attention.

Les relevés réalisés par la suite ont donc été focalisés sur des bandes de terrain de plus en plus étroites et longues, afin d'aboutir à un comptage sans omission. Ainsi, au Gabon, A. Hladik et C.M. Hladik ont travaillé en collaboration avec A. Mougazi sur deux bandes de deux mètres de largeur, de part et d'autre d'un fil tendu (le topofil indiquant les distances dans chaque section du relevé), en suivant rigoureusement à la boussole, un azimuth constant sur 2 500 mètres. Ce type d'échantillonnage précis a été repris au cours des missions en Centrafrique par les différents auteurs de cet article et a permis de confirmer les ordres de grandeur des densités de population initialement trouvés sur des parcelles d'un demi-hectare (voir Tableaux III, IV et V).

La localisation des stations de terrain où ces comptages de plantes à tubercules ont été réalisés (Figure 25) a permis d'englober le Nord-Est du Gabon (région de Makokou), forêt dense déjà bien connue par les inventaires floristiques et les études de structure. L'extension vers la limite Nord du bloc forestier (région de la Lobaye, Centrafrique) où l'on trouve une formation de type semi-décidu permet une comparaison des densités, notamment de celles

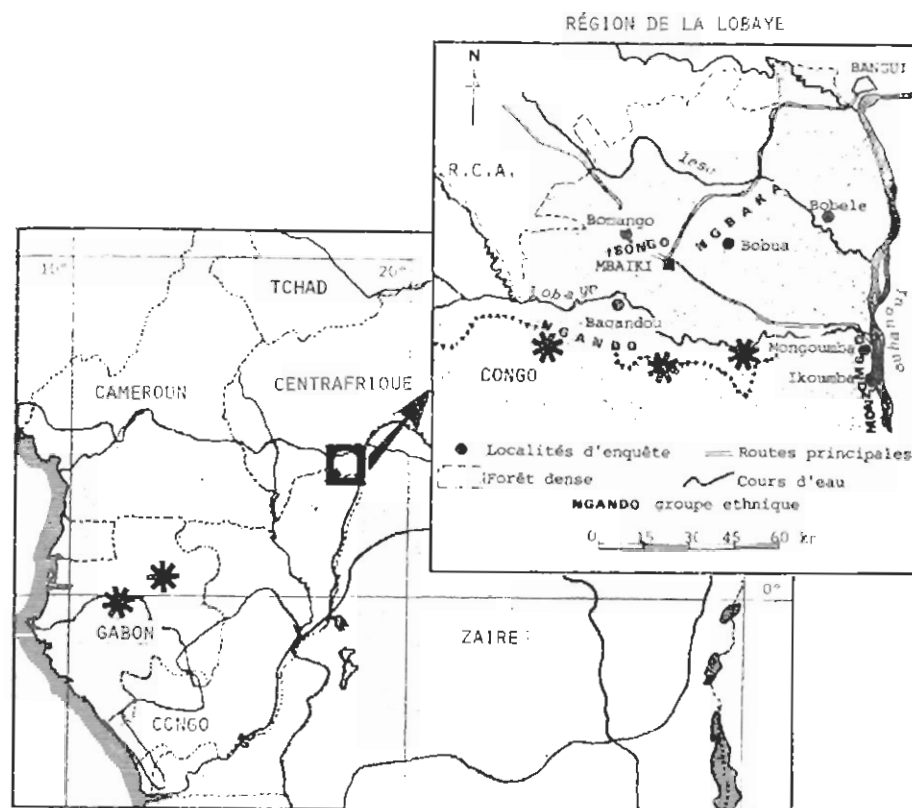


Figure 25. — Cartes de localisation des terrains d'étude (étoiles) dans le bloc de forêt dense (en grisé).

des ignames sauvages qui ont pu favoriser localement l'implantation des pygmées. La région de la Lopé (Gabon) est une savane incluse où les blocs de forêt isolés ou contigus constituent une zone particulière où nous avons retrouvé des espèces absentes de Makokou.

Un échantillonnage quantitatif a été réalisé à une échelle beaucoup plus modeste, au Gabon, en lisière de forêt (voir Tableau VI). Il impliquait de fouiller le sol sous chacune des tiges des plantes susceptibles de posséder un tubercule et d'entreprendre une série d'excavations soigneuses pour extraire la totalité de parties consommables afin de les peser. C'est à cette occasion que nous avons séché une série d'échantillons pour faire les analyses biochimiques dont les résultats sont présentés dans notre dernier chapitre.

RESULTATS

Le Tableau III concerne exclusivement les parcelles de la région de la Lobaye (Centrafrique). Il permet une première comparaison de la répartition des différentes espèces dans la forêt dense (partie gauche du tableau) et dans des milieux plus ouverts constitués essentiellement de bordures de plantations, non loin de la lisière forestière (partie droite du tableau).

TABLEAU III

Dénombrement des plantes à tubercules de Centrafrique, sur des parcelles de forêt dense semi-décidue et dans des zones de végétation ouverte.

Auteurs des relevés = SB : n° 1, 2 et 3 ; AH, CMH et CD : n° 4 et 9 ; CD : n° 5, 6, 10 et 11 ; AH, CMH et SB : n° 7, 8 et 12.

| | FORET DE LA LOBAYE | | | | | | | | BORDS DE PLANTATIONS | | | |
|--------------------------------|--|---------------------------|---------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|--------------------------|--------------------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------------------|
| | Kinga Sud n°1 5000 _{m2} | n°2 5000 _{m2} | n°3 2000 _{m2} | Lotémo n°4 5000 _{m2} | Akac n°5 400 _{m2} | Loko n°6 800 _{m2} | Wamba n°7 2000 _{m2} | n°8 400 _{m2} | Bagandou n°9 100 _{m2} | n°10 50 _{m2} | n°11 30 _{m2} | Mettra n°12 200 _{m2} |
| <i>Dioscorea sansibarensis</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Dioscorea preussi</i> | | | | | | | | | 2 | 9 | 15 | |
| <i>Dioscorea bulbifera</i> | | | | | | | | | 11 | 21 | 49 | 28 |
| <i>Dioscorea dumetorum</i> | | | | | | | | | 19 | 4 | | |
| <i>Dioscorea semperflorens</i> | | 3 | | | | | | 8 | | | | |
| <i>Dioscorea praeheensis</i> | | | | 4 | | | 2 | | | | | |
| <i>Dioscorea mangelotiana</i> | 1 | 3 | 1 | 4 | 3 | | 1 | | | | | |
| <i>Dioscorea burkilliana</i> | 4 | 1 | 2 | | | | 3 | | 1 | | | 1 |
| <i>Dioscorea smilacifolia</i> | 2 | 1 | | 12 | 1 | 5 | 6 | | 1 | | 1 | |
| <i>Dioscorea minutiflora</i> | 15 | | 9 | 2 | | 3 | 2 | 7 | | 8 | 2 | 1 |
| Total ignames toutes espèces | 22 | 8 | 12 | 22 | 4 | 8 | 15 | 15 | 34 | 42 | 67 | 32 |
| <i>Dioscoreophyllum</i> spp. | | | | 4 | 1 | | | | 1 | | 5 | |
| <i>Jateorhiza macrantha</i> | | | | | 1 | | | | | | | |
| <i>Gnetum</i> spp. | 15 | 17 | 18 | 8 | | | 2 | 4 | | | | |
| <i>Amorphophallus</i> sp. | | | | | | | 1 | | | | | |

La différence apparaît clairement pour les espèces d'ignames sauvages, classées dans l'ordre systématique : le début de la liste (qui inclut, nous l'avons vu, beaucoup de formes toxiques) se trouve essentiellement dans les milieux ouverts ; au contraire, la majorité des espèces de la section *Enanthiophyllum*, placée en fin de liste (et qui ne comprend que des formes à tubercule non toxique), caractérise la forêt dense.

Nos premiers résultats (Hladik et Hladik, 1977) sur la répartition des plantes dont le potentiel toxique est marqué par la présence d'alcaloïdes dans les feuilles, en forêt dense et dans les milieux définis comme « spécialisés », sont ainsi confirmés. Dans la forêt dense *sensu stricto* (catégorie A), la pression de sélection vers les formes toxiques est réduite par le grand nombre des espèces et leur dispersion qui en fait de mauvaises cibles pour les consommateurs potentiels. Par contre, dans les milieux spécialisés (catégories B et C) où un facteur drastique a limité le nombre des espèces, les plantes sont souvent groupées et constituent des cibles très « rentables » pour ces mêmes consommateurs. Les milieux inondables et les bords de rivières (catégorie B) ont été relativement peu étudiés ; dans les milieux ouverts et périodiquement secs (catégorie C) incluant les grandes clairières naturelles ou artificielles et surtout les zones anthropisées, on constate toujours cette présence des formes toxiques que nous retrouvons en ce qui concerne les plantes à tubercules dans toutes les parcelles (des n° 9 à 12) analysées au tableau III.

En forêt dense (milieu A), les densités calculées en nombre de tiges par

hectare de « plantes à tubercules » (ce qui inclut les formes ne produisant pas encore de tubercule) varient de 50 à 150 par ha, selon les parcelles, avec une moyenne de 97. Nous avons exclu de ce calcul la parcelle n° 8 (marigot Wamba) où la densité extrapolée à l'hectare atteint 475 : c'est notre seul échantillon de catégorie B (milieu périodiquement inondable).

Une extrapolation du nombre de tiges à l'hectare dans les milieux ouverts de catégorie C n'a de sens que d'un point de vue comparatif, étant donné la taille des parcelles : la fourchette se situe entre 1 600 et 24 000 avec une moyenne de 9 400 par hectare, soit cent fois le chiffre indiqué pour la forêt dense *sensu stricto*. Nous avons donc bien un ordre de grandeur des densités de population qui implique une plus grande pression de sélection des consommateurs potentiels, en particulier des invertébrés ; il en est résulté beaucoup de formes toxiques. Nous avons d'ailleurs remarqué au cours d'une brève enquête en zone plus sèche au Nord de Bangui, que les espèces d'ignames non toxiques également présentes (*D. sagittifolia* et *D. cf. lecardii* de la section *Enanthiophyllum*) n'existent qu'en populations peu denses et avec des individus rarement groupés. Dumont (1982) indique 1 ou 2 ignames par hectare en savane au Nord du Bénin.

TABLEAU IV

Dénombrement des plantes à tubercules du Gabon
sur des parcelles de forêt dense sempervirente (et en lisière).

Auteurs des relevés = AH et CMH : n° 13, 15 et 16 ; CD : n° 14 et 17.

Pour *Dioscorea minutiflora* (chiffre entre parenthèses)

il y a une incertitude de dénombrement due à la présence de nombreux stolons.

| | n°13 | n°14 | n°15 | n°16 | n°17 |
|------------------------------|----------------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|
| | 10.000m ² | 2.000m ² | 400m ² | 1.000m ² | 400m ² |
| <i>Lavigeria macrocarpa</i> | 291 | 103 | 9 | 3 | 0 |
| <i>Icacina mannii</i> | 44 | 14 | 3 | 1 | 0 |
| <i>Dioscorea</i> spp. | 17 | 7 | 2 | 3 | 7÷(12) |
| <i>Dioscoreophyllum</i> spp. | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 |
| <i>Gnetum</i> spp. | 2 | 15 | 0 | 0 | 4 |
| <i>Asparagus warneckei</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Anchomanes difformis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |

Au Gabon, cette tendance à la répartition des formes toxiques dans les milieux spécialisés s'est confirmée. Dans la région de Makokou (Tableaux IV et V), nous avons trouvé une population d'Icacinacées particulièrement importante dont l'origine pose problème (voir ci-dessous), il en résulte localement une plus grande densité globale des formes à tubercules : de 40 à 568 avec une moyenne de 318 par hectare.

Par contre, les différentes espèces d'ignames de forêt dense sont moins nombreuses au Gabon (21 tiges par hectare) qu'en Centrafrique (45 tiges par hectare), ces moyennes étant calculées en regroupant l'ensemble de nos surfaces-échantillons. Ce résultat pourrait expliquer la localisation actuelle des populations de pygmées dans la Lobaye (Centrafrique) et leur absence dans la région de Makokou (Gabon). En effet, malgré leurs liens séculaires avec les

différentes ethnies de cultivateurs et les échanges qui en résultent, ils utilisent encore les tubercules de la forêt pour leur alimentation (Bahuchet, 1982). La variabilité très grande des densités des ignames sauvages est d'ailleurs bien connue des pygmées Aka qui distinguent en forêt de véritables « zones à ignames ». Celles-ci pourraient correspondre à certaines de nos parcelles où la densité dépasse 100 tiges par hectare. Cette hétérogénéité de répartition pourrait dépendre d'une hétérogénéité dans la structure des sols. Nous avons remarqué, en particulier, que la forêt de la Lobaye en Centrafrique était parsemée de termitières à *Macrotermes* sp. souvent anciennes (tous les 50 m sur certains de nos relevés), ce qui pourrait favoriser le développement des plantes à tubercules dans leur sol remanié.

TABLEAU V

Répartition spatiale des *Dioscoreacées* et des deux espèces d'*Icacinacées*
d'après les dénombrements effectués au Gabon dans les sections successives
de 100 m × 4 m.

(Relevé n° 13 de AH et CMH sur un transect de 2 500 m).

Comparaison avec les données obtenues dans la réserve de la Lopé où les *Dioscoreacées*
étaient absentes (relevé n° 18 de AH et CMH, sur un transect de 1 000 m).

| | Relevé n°13 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------------|--|----|----|----|---|---|----|---|---|----|----|---|----|----|----|---|---|---|----|----|----|----|----|---|
| | Nombre d'individus tous les 400 m ² | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Lavigeria macrocarpa</i> | 9 | 11 | 14 | 10 | 9 | 7 | 11 | 3 | 5 | 10 | 10 | 6 | 18 | 27 | 18 | 9 | 6 | 6 | 11 | 21 | 25 | 12 | 12 | 4 |
| <i>Icacina mannii</i> | 2 | 3 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 4 | 0 | 0 | 3 | 3 | 2 | 3 | 1 | 1 | 5 | 3 | 6 | 2 | 2 |
| <i>Dioscorea</i> spp. | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 3 | 0 |

| | Relevé n°18 | | | | | | | | | | Nombre total d'individus sur 4.000 m ² | Nombre estimé sur 10.000 m ² |
|-----------------------------|--|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Nombre d'individus tous les 400 m ² | | | | | | | | | | | |
| <i>Lavigeria macrocarpa</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 7 | 17 |
| <i>Icacina mannii</i> | 1 | 7 | 7 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 17 | 42 |
| <i>Dioscorea</i> spp. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Au niveau de la mosaïque forestière, on remarque sur les sections successives du transect n° 13 de Makokou (Tableau V) un type de répartition spatiale continue des espèces les plus communes à l'échelle des blocs successifs des relevés. Le variogramme est l'outil mathématique qui permet de comparer dans un milieu hétérogène les différents modèles de répartition spatiale des espèces (A. Hladik, 1979). Dans le cas des végétaux consommables, il sert à traduire la possibilité d'un consommateur de se procurer ces espèces, selon la distance de ses déplacements. De ce point de vue, il est intéressant de constater que la forme des courbes obtenues pour *Lavigeria macrocarpa* et pour les *Dioscorea* spp. sont très semblables si l'on élimine le paramètre densité (Figure 26).

Dans la forêt de la Lopé, Gabon (relevé n° 18), on remarque la totale absence des ignames. Ce résultat a été confirmé au cours des recherches systématiques que nous avons effectuées dans différents blocs forestiers indentés dans la « savane incluse », ainsi que dans les blocs isolés et dans les galeries

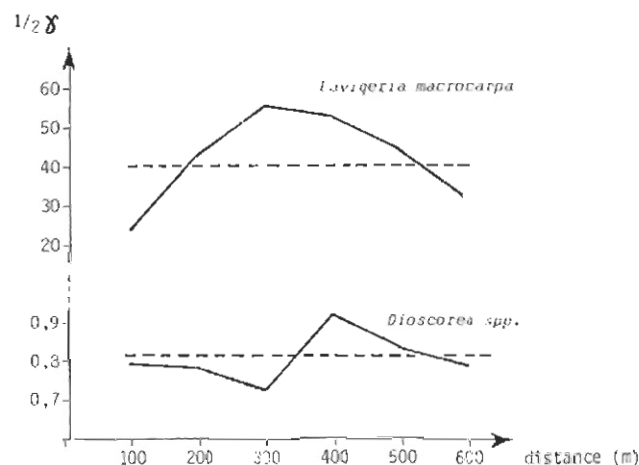


Figure 26. — Variogrammes analysant la répartition spatiale de *Lavigeria macrocarpa* et des ignames sauvages (toutes espèces) dans les relevés nos 13 et 18. La variance est indiquée en pointillés pour chaque espèce ou groupe d'espèces.

forestières. Il est vraisemblable qu'un facteur édaphique (éventuellement pH très bas ou le manque de calcium) puisse expliquer cette absence locale du genre *Dioscorea*, car différentes espèces de forêt ainsi que *D. dumetorum* et *D. hirtiflora* sont présentes dans les lisières et les bords de piste à moins de 20 km de la Lopé et la dissémination de leurs graines par le vent devrait normalement assurer leur présence dans toute cette zone.

TABLEAU VI

Poids frais de tubercules récoltés sur deux parcelles de 400 m² (100 m × 4 m) en forêt dans la région de Makokou (Gabon).

Relevé n° 15 à la lisière du layon II dans la réserve ;
Relevé n° 17 perpendiculaire à la lisière de la route, mais incluant une partie de forêt.

| | Poids frais (g) de tubercules | |
|-------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| | Relevé n°15 400 m ² | Relevé n°17 400 m ² |
| <i>Dioscorea preussii</i> | 4.360 | ± 8.000 |
| <i>Dioscorea sp.</i> | | |
| <i>Dioscorea burkilliana</i> | | 10.600 |
| <i>Dioscorea smilacifolia</i> | | 3.000 |
| <i>Dioscoreophyllum sp.</i> | 77 | |
| <i>Lavigeria macrocarpa</i> | 3.050 | |
| <i>Ipocina mannii</i> | 240 | |
| <i>Asparagus warneckei</i> | 711 | 1.000 |
| <i>Cinetum sp.</i> | | 165 |
| TOTAL | 8.438 g | 22.765 g |

L'échantillonnage des quantités de tubercules présents en terre (Tableau VI) a été effectué à Makokou (Gabon) sur deux parcelles de taille modeste (400 m²) en début de saison sèche (relevé n° 15) et en fin de saison des pluies (relevé n° 17). On constate une forte variabilité que nous attribuons d'une part à la petite taille des parcelles et d'autre part au stade de développement des plantes au moment des récoltes. On notera que ces relevés effectués en lisière de la Réserve Biologique de Makokou comportent des espèces non typiques de forêt dense telles que *Dioscorea preussii* et *Asparagus warneckei*.

Les extrapolations brutes à partir des résultats obtenus sur ces deux parcelles correspondent respectivement à 210 kg et 570 kg de tubercules par hectare (le second chiffre inclut des parties non consommables comme les plateaux ligneux de *Dioscorea burkilliana* et *D. smilacifolia*).

En nous basant sur les moyennes de répartition spatiale des tiges de *Lavigeria macrocarpa*, espèce la plus commune à Makokou, la quantité totale de tubercules dépasse 100 kg par hectare (poids frais).

Pour les différentes espèces d'ignames de forêt, les densités calculées au Gabon sont faibles. En Centrafrique, nous avons procédé à une autre estimation en mesurant les poids de parties comestibles récoltées dans les relevés de comptages de tiges : respectivement 550 g dans le relevé n° 4 (5 000 m²) et 205 g dans le relevé n° 7 (2 000 m²), soit environ 1 kg (poids frais) par hectare. Quant aux tubercules de *Dioscoreophyllum*, nous en avons obtenu environ 2 kg sur 5 000 m² dans un lieu favorable désigné par les pygmées. Une extrapolation des quantités d'ignames sauvages disponibles pour un groupe de pygmées vivant sur une zone de 50 km² serait donc au minimum de 5 000 kg.

III. — DISCUSSION : LES STRATEGIES DE TUBERISATION EN FONCTION DES MODES DE REPRODUCTION, DE LA COMPOSITION DES TUBERCULES ET DE L'IMPACT DES POPULATIONS ANIMALES

Les différentes formes de stockage souterrain impliquent un investissement énergétique dont la finalité n'apparaît pas, *a priori*, en forêt dense. D'une façon générale, le tubercule constitue à la fois un mode de survie à long terme et un mode de reproduction végétative. Les espèces d'ignames cultivées illustrent bien ces deux propriétés mises à profit dans la préservation indéfinie des individus dont on ne récolte que les parties consommables et également dans les possibilités de clonage en grand nombre à partir de très petits fragments du tubercule (technique des micro-semences, Okonmah, 1980).

STRATEGIES DE REPRODUCTION

Pour les espèces de forêt dense, nous avons évoqué la possibilité de reproduction végétative à partir des fragments du tubercule chez *Dioscoreophyllum cumminsii* qui, en surface, est exposé aux consommateurs. Nous avons vérifié que les fragments de tubercules pouvant être abandonnés sur place ou perdus plus loin par un consommateur, régénèrent effectivement une tige après un intervalle de dormance. Pourtant cette espèce possède l'un des systèmes de dissémination les plus évolués : les fruits rouges en grappe ont un goût très sucré, « mimé » par une protéine : la monelline (Morris et Cagnan, 1972). Les disperseurs animaux perçoivent particulièrement bien cette saveur ainsi que l'ont

démontré Glaser *et al.* (1978) pour les Primates. Les animaux trompés par ce faux sucre qui ne leur procure aucune énergie assurent donc la dispersion des graines après ingestion (endozoochorie) avec, pour la plante, le minimum d'investissement énergétique.

Des systèmes de dissémination des graines qui semblent également fort efficaces se retrouvent chez les ignames sauvages, sans qu'interviennent les animaux disperseurs puisque les espèces ont toutes des graines ailées transportées par le vent (anémochorie). Pour la plus vigoureuse des espèces, *Dioscorea mangelotiana* qui fructifie lorsque son feuillage est installé au-dessus de la canopée, un individu peut produire 45 000 graines (chiffre obtenu par comptage sur échantillons). Le tubercule de tous les ignames conserve néanmoins le potentiel de reproduction par clonage : nous avons effectivement vérifié que même les parties spériques « yoko » qui sont très profondément enfouies sous le plateau ligneux de certaines espèces peuvent, lorsqu'elles sont isolées, donner naissance à une nouvelle plante. Ce système de reproduction végétative est cependant négligeable par rapport à la reproduction sexuée et beaucoup moins efficace que le système de reproduction assuré par les bulbilles aériennes de *D. bulbifera* dont nous avons parlé précédemment.

C'est donc surtout la possibilité de survie individuelle des plantes qu'il nous faut considérer par rapport à l'investissement énergétique qu'implique la tubérisation. Le tubercule est un capital « d'assurance-survie » qui, selon les espèces, est constitué plus ou moins rapidement. Il permet le passage de la phase d'attente dans le sous-bois de la forêt dense où Oldeman (1974) a remarqué que de nombreux arbres définis comme « ensemble du futur » peuvent rester pendant des années sans s'accroître. Ces individus conservent un potentiel de croissance qui s'exprime lorsqu'un chablis leur apporte une quantité de lumière importante : ils deviennent alors partie de « l'ensemble du présent ». Il est important de remarquer que pendant la phase d'attente prolongée, la partie aérienne est soumise à l'action des animaux folivores (surtout les Invertébrés) qui, en moyenne, consomment 10 % du feuillage par an (Leigh et Smythe, 1978). La formation d'un tubercule évite à la plante d'exposer la plus grande partie de ses réserves aux consommateurs de feuillage durant cette longue période où la reproduction par graine n'est pas encore possible.

La formation précoce d'un gros tubercule chez *Lavigeria macrocarpa* illustre bien ce propos : dès les premiers stades de la germination, il se forme une racine renflée tubérisée où la plus grosse partie des réserves de la graine se trouve transférée (c'est, rappelons-le, la plus grosse graine de la forêt). La plantule peut donc être cassée ou coupée puis se régénérer. Elle prend ensuite une forme arbustive de sous-bois avec un tubercule sphérique où se trouve toujours l'essentiel de la biomasse (par exemple sur l'ensemble des individus du relevé n° 15 : 859 g poids sec de biomasse souterraine pour 239 g de biomasse aérienne). Il arrive encore souvent à ce stade que la partie aérienne soit cassée ou consommée (éventuellement par un Artiodactyle) : on trouve fréquemment la trace d'anciennes cassures. Une défoliation par des chenilles pouvant aller jusqu'à la destruction totale a été observée au Sud-Cameroun (Doyle McKey, *comm. pers.*). L'absence du Lépidoptère incriminé dans la région de Makokou pourrait expliquer la concentration surprenante de *Lavigeria macrocarpa* favorisée par sa faculté de régénération.

Lorsque le *Lavigeria*, sous la forme d'une grosse liane ligneuse, atteint le sommet de la canopée, il produit des fleurs et des fruits directement sur l'axe

aérien principal (cauliflorie, voir figures 23 et 24). Les fruits sont très peu nombreux : 6 à 12 par liane et par an (observations de C. Ducatillon à Makokou sur 6 individus) ; mais il pourrait se produire des « mast fruitings » (années de forte production de fruits). Tous les fruits des lianes en observation ont été prélevés, soit sur la plante soit à terre, et transportés probablement par des Rongeurs car les restes de pulpes laissés en place portaient les traces d'incisives caractéristiques. Il est alors facile d'imaginer le reste du scénario : comme c'est souvent le cas avec les Rongeurs (cf. Smythe, 1970), des graines sont stockées dans des « caches » et beaucoup d'autres sont abandonnées par l'animal qui assure ainsi la dissémination non destructive d'une partie des graines dont il se nourrit. Le poids relativement lourd des graines (50 g) pourrait aussi augmenter le nombre des cas de « perte » en cours de transport.

Chez les ignames sauvages, la formation d'un petit tubercule dès le stade plantule implique également cette dimension de survie individuelle dans une longue phase d'attente dans le sous-bois ; mais la réserve étant au départ très petite, cette potentialité ne peut s'exprimer que sur des individus ayant trouvé les conditions favorables à un développement rapide. Chez *Dioscorea praehensilis*, la formation du petit tubercule est toujours précoce, dès la germination, tandis que chez *D. mangelotiana*, elle n'a pas nécessairement lieu sur toutes les plantules issues d'un même lot de graines (observations en serre, à Brunoy). Chez *D. burkiana*, *D. smilacifolia* et *D. minutiflora*, c'est une partie souterraine stolonifère qui se développe dès le stade plantule correspondant au futur plateau ligneux « mbolo ». Dans tous les cas, après un délai de tubérisation plus ou moins long, l'axe aérien peut se régénérer à partir du stock souterrain.

Chez toutes les formes de milieu ouvert, cet axe aérien se développe et atteint l'état reproducteur en quelques mois. Les plantes se trouvent alors dans un environnement aux variations hautement prédictibles avec état de dormance du tubercule en saison sèche et reprise de la croissance aérienne dès l'apparition des pluies. Par contre, dans la forêt dense *sensu stricto* (milieu A), beaucoup d'espèces ont des tiges pérennes et peuvent attendre ainsi que les chablis qui apparaissent de façon aléatoire (A. Hladik, 1982) favorisent leur développement et permettent leur mise à fleur ; mais elles ont en plus une assurance de survie constituée par leur « capital-tubercule ».

COMPOSITION ET PROTECTION DES TUBERCULES

Il se pose ainsi, pour les plantes de forêt aussi bien que pour les espèces des milieux ouverts, le problème de la cible que représente pour les consommateurs potentiels la matière stockée dans le tubercule. Selon la théorie de la tubérisation en forêt dense que nous avons présentée ci-dessus, le risque de consommation du tubercule doit se trouver inférieur à celui encouru par les parties aériennes.

Nous avons décrit les différents systèmes de protection physique lors des descriptions d'espèces au début de cet article : c'est d'abord l'enfouissement à des profondeurs dépassant 1,50 à 2 m. Ce sont aussi les tiges très épineuses à leur base et les racines épineuses de surface qui, chez *Dioscorea mangelotiana* forment un lacs impénétrable ; seul l'Éléphant est capable de s'attaquer à cette espèce dont il retourne l'énorme partie tubérisée à l'aide de ses défenses (plusieurs observations à Makokou des traces laissées par les éléphants ; la plante peut survivre à ce déterrage et à sa consommation partielle).

TABLEAU VII
Composition des tubercules de différentes espèces de forêt dense
récoltées en Centrafrique (RCA) et au Gabon (G).

| | Pourcentage d'eau | Pourcentage du poids sec | | | | | | | | P | Ca | K | Na | Mg |
|--|-------------------|--------------------------|-------------------|---------------|-----------------|---------|--------|----------|------|------|------|-------|------|----|
| | | Lipides | Glucides solubles | Hémicellulose | Cellulose vraie | Lignine | Amidon | Minéraux | | | | | | |
| <i>Dioscoreophyllum cumminsii</i> (stade fleurs), (G) | 90 | 9,6 | NC | NC | NC | NC | 42,8 | 9,5 | 0,18 | 0,15 | NC | NC | NC | |
| <i>Jatropha macrantha</i> (stade fleurs), (G) | 66 | 4,9 | 0,9 | 1,5 | 7,5 | 5,9 | 75,8 | 1,9 | 0,12 | 0,26 | 0,59 | 0,001 | 0,09 | |
| <i>Stephania laetiflora</i> (stérile), (G) | 55 | 5,5 | 0,2 | 1,3 | 8,1 | 5,9 | 71,5 | 3,5 | 0,10 | 0,30 | 0,67 | néant | 0,74 | |
| <i>icacina mannii</i> (stérile), (G) | 76 | 10,2 | 0,7 | 11,3 | 14,1 | 20,3 | 23,7 | 6,1 | 0,07 | 1,24 | 0,79 | 0,01 | 0,17 | |
| <i>Lavigeria macrocarpa</i> (stérile), (G) | 85 | 8,8 | 0,6 | 13,6 | 18,6 | 20,5 | 23,1 | 8,1 | 0,13 | 0,60 | 3,11 | 0,002 | 0,27 | |
| (en très jeunes repousses), (G) | 72 | 4,9 | 0,5 | 11,6 | 4,9 | 7,5 | 62,1 | 2,5 | 0,10 | 0,39 | 0,73 | 0,001 | 0,05 | |
| <i>Auchmannia difformis</i> (stérile), (G) | 78 | 4,7 | 0,4 | 6,3 | 21,1 | 7,4 | 56,3 | 3,5 | 0,13 | 0,23 | 1,17 | 0,001 | 0,11 | |
| <i>Ritchiea duchesnei</i> (stérile), (RCA) | 82 | 9,7 | NC | 21,0 | 5,0 | 9,6 | 1,1 | 4,8 | 0,12 | 0,86 | NC | NC | NC | |

NC = non calculé

NC = non calculé

Toutes ces défenses physiques sont néanmoins inopérantes vis-à-vis des insectes fouisseurs et seule la présence de composés secondaires toxiques peut limiter leur attaque. En effet, nous avons observé les Dynastinae des genres *Heteroligus* et *Prionoryctes* uniquement sur les espèces non toxiques. *Heteroligus meles* s'attaque aux ignames cultivées. Il est bien connu pour les importants dégâts qu'il provoque en creusant le tubercule (Taylor, 1964 et Remillet, 1973). *Prionoryctes camerunus* n'a été vu que sur les espèces de forêt dense : *Dioscorea mangenotiana* et *D. smilacifolia*.

En ce qui concerne ces composés secondaires, nous n'avons pratiqué que quelques analyses de contrôle et nous nous référons essentiellement aux données bibliographiques. Les résultats des études de répartition spatiale (ci-dessus) montrent clairement que les composés toxiques jouent un rôle important dans les milieux ouverts spécialisés et qu'ils sont inexistantes ou peu fréquents en forêt dense. Cette observation qui vient corroborer nos conclusions sur les défenses des feuillages contre les folivores (A. Hladik, 1978) doit être complétée d'un point de vue théorique par son corrolaire qu'on oublie trop souvent : un végétal peut aussi échapper aux consommateurs sans être toxique s'il a une faible teneur en sucres solubles, amidon, protéines, lipides, ce qui en fait un aliment peu énergétique. Les différentes études sur les Primates folivores (C.M. Hladik, 1978) ont montré que ce type de produit nécessitait, pour son utilisation comme aliment principal, une spécialisation tout aussi poussée que les adaptations particulières permettant d'utiliser certains produits toxiques.

C'est dans ce sens que nous pouvons interpréter les résultats de nos analyses des composés primaires présentés dans le tableau VII : Certains tubercules de forêt, en particulier *Ritchiea duchesnei*, *Icacina mannii* et *Lavigeria macrocarpa* ont des teneurs en amidon relativement faibles ; ils sont fortement minéralisés et peuvent avoir des teneurs en hémicellulose dépassant 20 % du poids sec. Ces tubercules, en particulier, *Lavigeria macrocarpa*, sont accessibles par la surface et sujets aux attaques des Rongeurs. L'Athérure (*Atherurus africanus*) est bien connu au Gabon (par les observations de ses traces) comme consommateur du tubercule de *Lavigeria* pendant la saison sèche (C. Roussillon, comm. pers.). Le fait que ce tubercule ne constitue qu'un aliment saisonnier alors qu'il est abondant et toujours présent va dans le sens de sa faible valeur nutritive comparativement aux fruits et graines disponibles pendant le reste de l'année.

Nos résultats des analyses des différentes espèces d'ignames sauvages (Tableau VIII) montrent que les teneurs en amidon sont toujours élevées et peuvent dépasser 80 % du poids sec. Avec un taux de protéines qui approche souvent 10 %, ces tubercules sont incontestablement des « cibles » pouvant tenter les consommateurs et l'on comprend que les formes les plus abondantes des milieux ouverts comme *Dioscorea dumetorum* contiennent un alcaloïde très toxique. *D. preussii* dont la toxicité n'est pas démontrée, a la plus basse teneur en amidon, la plus forte charge d'hémicellulose et se trouve être aussi parmi les formes les plus profondément enterrées. En ce qui concerne les espèces de forêt non toxiques, leur dispersion les met à l'abri des consommateurs comme la plupart des plantes de milieu « A ». C'est dans ce milieu que nous pouvons situer une hypothétique origine des différentes formes à tubercules : il y subsiste encore, à côté de familles très évoluées, la plupart des familles primitives.

L'homme a su mettre à profit cette richesse des espèces sauvages tout d'abord en apprenant à les repérer puis en développant une technique de

TABLEAU VIII

Composition des tubercules d'ignames sauvages
récoltés en Centrafrique (RCA) et au Gabon (G),
classés dans un ordre décroissant des teneurs en protéines ($N \times 6,25$).

| | Pourcentage d'eau | Pourcentage du poids sec | | | | | | | | | | P | Ca | K | Na | Mg |
|--|----------------------|--------------------------|---------|----------------------|---------------|-----------------|---------|--------|----------|------|------|------|-------|------|----|----|
| | | N x 6,25 | Lipides | Glucides solubles | Hémicellulose | Cellulose vraie | Lignine | Amidon | Minéraux | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>D. preussii</i> (stade fruits), (G) | 82 | 9,4 | 0,2 | 4,6 | 21,6 | 5,5 | 2,2 | 48,4 | 6,1 | 0,15 | 0,03 | 1,37 | 0,002 | 0,05 | | |
| <i>D. dumetorum</i> (stérile), (RCA) | NC | 9,1 | 1,0 | 2,9 | 5,9 | 6,6 | 1,5 | 68,2 | 2,3 | 0,02 | 0,22 | 1,07 | 0,039 | 0,18 | | |
| <i>D. mangelotiana</i> (stérile), (RCA) | 68 | 9,0 | NC | 1,0 | 6,2 | 2,0 | 0,3 | 75,9 | 3,5 | 0,09 | 0,02 | NC | NC | NC | | |
| <i>D. praehensilis</i> (stade fleurs), (RCA) | NC | 7,1 | 0,6 | 5,8 | 11,9 | 7,6 | 2,7 | 58,3 | 3,1 | 0,07 | 0,01 | 0,33 | 0,004 | 0,02 | | |
| <i>D. burkilliana</i> (stérile), (G) | 67 | 6,8 | 0,2 | 1,7 | 12,8 | 1,8 | 0,5 | 69,9 | 2,5 | 0,09 | 0,06 | 0,98 | 0,03 | 0,06 | | |
| (stade fleurs), (G) | 55 | 5,6 | 0,2 | 0,7 | 7,0 | 1,6 | 0,2 | 78,2 | 2,5 | 0,08 | 0,01 | 0,86 | 0,004 | 0,05 | | |
| <i>D. bulbifera</i> (stade fleurs), (G) | 68 | 5,8 | 0,5 | 3,1 | 7,7 | 6,7 | 2,7 | 57,6 | 2,9 | 0,13 | 0,05 | 1,09 | néant | 0,07 | | |
| <i>D. semperflorens</i> (stade fruits), (RCA) | 75 | 5,5 | NC | 3,3 | 4,7 | 2,6 | 0,4 | 78,8 | 2,1 | 0,07 | 0,01 | NC | NC | NC | | |
| (stérile), (G) | 65 | 5,3 | 0,1 | 1,2 | 5,0 | 1,6 | 0,3 | 81,3 | 1,7 | 0,09 | 0,01 | 0,59 | néant | 0,04 | | |
| <i>D. minutiflora</i> (stade fruits), (RCA) | 69 | 4,6 | NC | 3,4 | 11,4 | 4,6 | 0,3 | 73,4 | 2,3 | 0,06 | 0,03 | NC | NC | NC | | |

NC = non calculé

NC = non calculé

TABLEAU IX

Composition des tubercules d'ignames cultivés en région forestière,
apparentés ou non aux formes sauvages autochtones
et récoltés en Centrafrique (RCA) et au Gabon (G),
classés en ordre décroissant des teneurs en protéines ($N \times 6,25$).

| | Pourcentage d'eau | Pourcentage du poids sec | | | | | | | | | | P | Ca | K | Na | Mg |
|---|----------------------------------|---|-------------------------------------|--|---|--|--|--|--|--|--|--|--|--|----|----|
| | | N x 6,25 | Lipides | Glucides solubles | Hémicellulose | Cellulose vraie | Lignine | Amidon | Minéraux | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Dioscorea dumetorum</i> { lobo (G), frais moyo (G), frais | 73 73 | 13,2 12,4 | 0,6 0,6 | 4,8 1,9 | 7,0 7,1 | 4,1 3,7 | 0,2 0,4 | 63,6 67,8 | 3,4 2,7 | 0,23 0,18 | 0,07 0,04 | 1,39 1,23 | 0,022 0,001 | 0,09 0,08 | | |
| <i>Dioscorea</i> du complexe { nzo (G), frais engendi (RCA), frais botoko (RCA), stocké <i>cayenensis-</i> <i>rotundata</i> { ekata (RCA), stocké ngongbo (RCA), frais kambele (RCA), stocké | 73 62 61 58 62 NC | 12,2 11,3 10,1 9,8 8,7 8,2 | 0,2 0,2 NC NC 0,3 NC | 0,6 1,3 1,3 1,8 1,9 2,4 | 25,2 5,1 5,9 4,4 5,7 7,6 | 2,3 3,0 1,2 3,1 3,0 3,3 | 0,3 0,4 4,1 0,4 0,6 0,8 | 53,6 73,1 72,1 75,4 74,8 72,9 | 3,1 3,5 2,9 2,5 2,7 2,7 | 0,21 0,28 0,20 0,17 0,10 0,17 | 0,02 0,05 0,01 0,02 0,01 0,01 | 1,30 1,17 NC NC 0,96 NC | 0,001 0,01 NC NC 0,004 NC | 0,05 0,08 NC NC 0,06 NC | | |
| <i>Dioscorea alata</i> { mokondo (RCA), stocké mbondo (RCA), frais molobilo (RCA), frais mongandi (RCA), stocké | 74 73 79 69 | 8,7 8,5 8,4 7,7 | NC 0,3 0,3 NC | 1,2 2,9 3,4 1,3 | 6,4 3,9 6,3 6,1 | 2,5 2,3 3,8 2,2 | 0,2 0,3 0,8 0,5 | 73,6 76,7 70,7 78,5 | 5,2 3,0 3,9 4,2 | 0,20 0,08 0,13 0,22 | 0,03 0,01 0,01 0,04 | NC 0,60 1,54 NC | NC 0,01 0,002 NC | NC 0,02 0,03 NC | | |
| <i>Dioscorea burkilliana</i> { nji (G), frais kobo (RCA), frais | 74 67 | 7,3 6,6 | 0,5 0,1 | 1,8 7,3 | 8,9 6,4 | 2,0 3,5 | 0,6 0,6 | 71,6 71,2 | 2,7 3,4 | 0,14 0,09 | 0,01 0,02 | 1,11 1,11 | 0,002 0,002 | 0,05 0,05 | | |
| | | | | | | | | | | | | | | NC = non calculé | | |

NC = non calculé

déterrage spécifique pour *D. semperflorens*. Actuellement, les pygmées ne vivent qu'accessoirement sur ces ressources ; mais on peut émettre l'hypothèse que les ignames sauvages et les Ménispermacées du genre *Dioscoreophyllum* ont pu jouer un rôle important dans les processus d'humanisation dont certaines séquences se sont déroulées à la limite ou à l'intérieur des massifs forestiers d'Afrique Centrale (Bahuchet et Hladik, 1978). Pour expliquer la présence actuelle en Lobaye des pygmées Aka, on ne peut ignorer la plus forte densité locale des ignames sauvages. On peut cependant penser qu'une forme de « protoculture » a contribué à maintenir cette forte densité. Elle est pratiquée par ces pygmées qui laissent en place les « têtes » des ignames permettant ainsi leur régénération (Bahuchet, 1982). Mouton et Sillans (1954) ont également décrit une « semi-culture » des ignames de la forêt.

LES IGNAMES DANS LE PASSE ET DANS LE FUTUR

Miège (1954), puis Coursey (1972) ont parlé d'une « civilisation de l'igname » où seules les régions de lisière forestière et un certain nombre de formes d'ignames avaient été prises en considération. Nous avons montré que les formes des forêts denses doivent, en fait, être à l'origine d'une partie du patrimoine génétique des formes cultivées actuelles et que certains cultivars des régions forestières correspondent aux types sauvages *D. praehensilis* et *D. burkilliana*.

Une revue de tous les clones cultivés que nous avons collectés en région forestière (travail en préparation) permettra de préciser leurs affinités avec les espèces sauvages. L'analyse d'un certain nombre de ces cultivars (Tableau IX) montre une nette correspondance avec la composition des formes sauvages. On notera la forte teneur en protéines de *D. dumetorum*, qui en fait un aliment intéressant, ainsi que la présence de glucides solubles (près de 5 %) dans un cultivar considéré comme « sucré » et également le taux élevé en calcium, comme chez la forme sauvage. Il apparaît donc que les sélections empiriques peuvent aboutir à des formes particulièrement intéressantes et que les récentes recherches génétiques ont beaucoup à apporter (Degras, 1982).

Les ignames cultivées en zone forestière ont un cycle de production annuel, entretenu artificiellement par le déterrage et la remise en culture ; mais en ce qui concerne la production des tubercules des espèces sauvages, la périodicité n'apparaît ni au Gabon, ni en Centrafrique. L'ensemble de nos observations ponctuelles ont montré qu'à toute période de l'année on peut trouver des parties comestibles. Cela va d'ailleurs dans le sens de leur potentialité d'origine comme aliment de base toujours disponible pour les premières populations humaines forestières d'Afrique.

Cette potentialité de production continue d'espèces à tubercules peut être mise à profit dans les projets de gestion du milieu rural et en particulier dans les systèmes agroforestiers encore nouveaux pour l'Afrique et en cours d'expérimentation (Miquel et Hladik, 1984). Ainsi, en ajoutant la dimension « liane » propre aux ignames dans les cultures associées, il est possible d'utiliser au mieux l'espace disponible et de créer un ensemble à forte résilience à l'exemple de l'écosystème forestier tropical.

SUMMARY

The different species of rain-forest plants developing starchy tubers were studied around Makokou (N.E. Gabon) and in the Lobaye River district (S.W. Central African Republic).

A detailed description of the tuberous parts is given, particularly in wild yams (*Dioscorea* spp.) to help to elucidate the taxonomic status of a number of species. The unusual morphology of yams belonging to the *Enanthiophyllum* section required the use of three new descriptive terms borrowed from the Aka pygmies, namely « Mbolo » for a lignified plateau, « Mosway » for the finger-like expansions, and « Yoko » for the spherical terminal edible parts.

The different underground storage structures are considered as adaptive to the rain-forest environment. During the long period that most plants spend in the shade of the undergrowth (as the « set of the future », Oldeman, 1974), the energy stored in tubers is more likely to escape insect and/or vertebrate predation than the aerial parts of other plant species. Accordingly, many tuberous plant taxa, both dicots and monocots, might well have originated in rain-forest areas rather than in more seasonal woodlands or savannas.

Counts were made along very narrow transects to estimate the number per hectare of stems visible above ground level (Tables III to V). The number of stems averaged 97/ha in the closed forest of the Lobaye, but can reach locally higher values (up to 24,000/ha) in open areas. In the latter places the distribution of tuberous plants was clumped, and therefore more likely to be successfully exploited by animal consumers ; most of their tubers, however, were poisonous. By contrast, the tuberous plants found in the closed forest did not contain highly toxic alkaloids and were rich in starch (up to 80 %, dry weight) and protein (up to 10 %) (Tables VII to IX). Stem densities were lower in Gabon than in the Central African Republic.

An estimate of the underground tuber biomass has been made at Makokou (Table VI). The tuber biomass was even higher in the Lobaye District ; a standing crop of more than 5000 kg of wild yams can remain available throughout the year on the home range of an Aka pygmy group.

The benefits of energy storage in tubers and the reproductive strategies of the various plant species concerned are discussed in relation to the selective pressures exerted by animal consumers, not forgetting human traditional hunter-gatherers.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par le C.N.R.S. dans le cadre du Laboratoire ECOTROP et de l'E.R. 263 « Anthropologie Alimentaire Différentielle ». Nous tenons à remercier les scientifiques Centrafricains et Gabonais qui, à différents niveaux, ont favorisé son développement : Monsieur le Haut Commissaire Kazagui en Centrafrique ; Monsieur le Haut Commissaire Mefane au Gabon ; Monsieur Wenezou, Directeur de l'I.S.D.R. à Mbaiki ; Monsieur Posso, Directeur de l'I.R.E.T. de Makokou. Nous remercions également MM. Mougazi, Gournat et Solebe avec qui nous avons effectué les relevés de terrain au Gabon et en Centrafrique.

BIBLIOGRAPHIE

- AYENSU, E.S. (1972). — Dioscoreales. In *Anatomy of the monocotyledons*. C.R. Metcalfe (ed.), vi, Clarendon Press, London, 182 pp.
- BAHUCHET, S. (1975). — Rapport sur une mission effectuée en saison sèche en Lobaye : observations sur la vie d'une famille de Pygmées Bayaka. *Journal d'Agronomie Tropicale et de Botanique Appliquée*, 22 : 177-197.
- BAHUCHET, S. (1982). — Une société de chasseurs-cueilleurs et son milieu de vie : Les Pygmées Aka de la forêt centrafricaine. Thèse de 3^e cycle des Hautes Etudes en Sciences Sociales, Paris : 616 pp.
- BAHUCHET, S. & HLADIK, C.M. (1978). — Gathering and hunting in the African rain forest : Are monkeys and apes depleting the food resources necessary to human groups ? Abstract (1187) *Xth International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences*, 2 : 104.
- BEVAN, C.W.L., BROADBENT, J.L. & HIRST, J. (1956). — A convulsant alkaloid of *Dioscorea dumetorum*. *Nature*, 177 : 935.
- BURKILL, I.H. (1937). — The development of the tuber of *Dioscorea sansibarensis* Pax. *Blumea*, Suppl. 1 : 232-237.
- BURKILL, I.H. (1939). — Notes on the genus *Dioscorea* in the Belgian Congo. *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat, Bruxelles*, 15 : 345-392.
- BURKILL, I.H. (1960). — The organography and the evolution of the *Dioscoreaceae*, the family of the yams. *Journal of the Linnean Society, Botany*, 56 : 319-412.
- CHEVALIER, A. (1909). — Sur les *Dioscorea* cultivés en Afrique Tropicale et sur un cas de sélection naturelle relatif à une espèce spontanée dans la forêt vierge. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 149 : 610-612.
- CHEVALIER, A. (1936). — Contribution à l'étude de quelques espèces africaines du genre *Dioscorea*. *Bulletin du Muséum*, 2^e série, 8 : 520-551.
- CHEVALIER, A. (1952). — De quelques *Dioscorea* d'Afrique Equatoriale toxiques dont plusieurs variétés sont alimentaires. *Revue Internationale de Botanique Appliquée*, 32 : 14-19.
- COURSEY, D.G. (1967). — *Yams*. Longman, London.
- COURSEY, D.G. (1972). — The civilizations of the yam : interrelationships of man and yams in Africa and the Indo Pacific region. *Archeology and Physical Anthropology in Oceania*, 7 : 215-233.
- COURSEY, D.G. (1976). — The origins and domestication of yams in Africa. In : *Origins of African Plant Domestication*, Harlan et al. (eds) : 383-408.
- DEGRAS, L. (1982). — La reproduction végétative de l'igname. Données fondamentales et applications récentes. In : *Yams. Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga (eds.), Clarendon Press, Oxford : 60-85.
- DUMONT, R. (1982). — Ignames spontanées et cultivées au Bénin et en Haute-Volta. In : *Yams. Ignames*, J. Miège et S.N. Lyonga (eds), Clarendon Press, Oxford : 31-36.
- FLORENCE, J. & HLADIK, A. (1980). — Catalogue des Phanérogames du N.-E. du Gabon, 6^e liste. *Adansonia*, Série 2, 20 : 235-253.
- GLASER, D., HELLEKANT, G., BROUWER, J.N. & VAN DER WEL, H. (1978). — The taste responses in Primates to the proteins Thaumatin and Monellin and their phylogenetic implications. *Folia Primatologica*, 29 : 56-63.
- HALLE, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. (1978). — *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer Verlag, Berlin, xvii et 441 pp.
- HALLE, N. (1974). — Le fruit de *Lavigeria macrocarpa* (Oliv.) Pierre, Icacinacée d'Afrique. *Adansonia*, Série 2, 14 : 69-75.
- HAMON, P. & TOURE, B. (1982). — Etude du polymorphisme enzymatique par électrophorèse sur gel d'amidon de quelques populations d'ignames spontanées et cultivées de Côte-d'Ivoire (*Dioscorea* spp.). *Annales de l'Université d'Abidjan*, 18 : 99-112.
- HLADIK, A. (1978). — Phenology of leaf production in a rain forest of Gabon : distribution and composition of food for folivores. In : *The ecology of arboreal folivores*, G.G. Montgomery (ed.), Smithsonian Institution Press, Washington : 51-71.
- HLADIK, A. (1979). — Les variables régionalisées dans l'interface végétal-primate : étude appliquée à des espèces arborescentes d'une forêt semi-décidue du Sri-Lanka. *Oecologia Plantarum*, 14 : 273-287.
- HLADIK, A. (1982). — Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 3 : 373-392.
- HLADIK, A. & HLADIK, C.M. (1977). — Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense. Résultats des tests préliminaires effectués au Gabon. *La Terre et la Vie*, 31 : 515-555.
- HLADIK, C.M. (1978). — Adaptive strategies of Primates in relation to leaf-eating. In : *The ecology of arboreal folivores*. G.G. Montgomery (ed.), Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. : 373-395.
- HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J.M. (1954 à 1972). — *Flora of West Tropical Africa*. H.M.S.O. Government Bookshops, Londres, 3 volumes.
- JAKES-FELIX, H. (1947). — Ignames sauvages et cultivés du Cameroun. *Revue Internationale de Botanique appliquée*, 27 : 119-133.
- KNUTH, R. (1924). — *Dioscoreaceae*. In : *Das Pflanzenreich*. A. Engler (ed.), iv, 43, 387 pp.
- LAWTON, J.R.S. & LAWTON, J.R. (1967). — The morphology of the dormant embryo and young seedling of five species of *Dioscorea* from Nigeria. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 178 : 153-159.
- LAWTON, J.R. & LAWTON, J.R.S. (1969). — The development of the tuber in seedlings of five species of *Dioscorea* from Nigeria. *Botanical Journal of the Linnean Society, London*, 62 : 223-232.
- LEIGH, E.G. JR. & SMYTHE, N. (1978). — Leaf production, leaf consumption and the regulation of folivory on Barro Colorado Island. In : *The ecology of arboreal folivores*. G.G. Montgomery (ed.), Smithsonian Institution Press, Washington D.C. : 33-50.
- MIÈGE, J. (1950). — Caractères du *Dioscorea minutiflora* Engl. *Revue Internationale de Botanique appliquée et d'Agronomie Tropicale*, 30 : 428-438.
- MIÈGE, J. (1954). — Les cultures vivrières en Afrique occidentale. *Cahiers d'Outre-Mer*, 7, 25 : 25-50.
- MIÈGE, J. (1958). — Deux ignames ouest africaines à tubercules vivaces. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire, Série A* 20 : 39-59.
- MIÈGE, J. (1968). — *Dioscoreaceae*. In : *Flora of West Tropical*. Hutchinson J. & Dalziel J.M. (eds), 2^e édition : 144-154.
- MIÈGE, J. & LYONGA, S.N. (eds.) (1982). — *Yams/Ignames*. Clarendon Press, Oxford, 411 pp.
- MIQUEL, S. & HLADIK, A. (sous presse). — Sur le concept d'Agroforesterie : exemple d'expériences en cours dans la région de Makokou, Gabon. *Bulletin d'Ecologie*.
- MORRIS, J.A. & CAGNAN, R.N. (1972). — Purification of monellin, the sweet principle of *Dioscoreophyllum cumminsii*. *Biochemica and Biophysica Acta*, 261 : 114-122.
- MOUTON, J. & SILLANS, R. (1954). — Les cultures indigènes dans les régions forestières de l'Oubangui Chari. *Annales du Musée Colonial de Marseille*, 7^e série, 2 : 1-114.
- OKONMAH, L.U. (1980). — Rapid multiplication of yams. *Manual series n° 5*. International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan.
- OLDEMAN, R.A.A. (1974). — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mémoire de l'ORSTOM*, 73, 204 pp.
- ORR, M.Y. (1923). — The leaf glands of *Dioscorea macroura* Harms. *Notes from the Royal Botanical Garden, Edimbourg*, 14 : 57-72.
- PATE, J.S. & DIXON, K.W. (1982). — *Tuberous, cormous and bulbous plants*. University of Western Australia Press, 268 pp.
- PLAIGE, V. (1977). — *Plantes alimentaires tropicales à tubercules : une étude bibliographique*. DEA option Botanique Tropicale. U.S.T.L., Montpellier, 45 pp. et annexes.
- QUEVA, C. (1894). — Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. *Mémoires de la Société des Sciences Agricoles de Lille (Série E)*, 20 : 1-457.

- REMIET, M. (1973). — Bionomie et écologie de *Heteroligus meles* Billberg (Coléoptère, Dynastidae) un ravageur des *Dioscoreaceae* en Côte-d'Ivoire. Cahiers de l'ORSTOM, Série Biologie, n° 18 : 45-56.
- SEIGNOBOS, C. (1979). — *Stratégies de survie dans les économies de Razzies (Rôniers, Ficus et Tubercules sauvages). Matières grasses et civilisations agraires (Tchad et Nord-Cameroun)*. Texte ronéotypé, Université du Tchad, 36 pp.
- SMYTH, N. (1970). — Relation between fruiting seasons and seed dispersal in a neotropical forest. *American Naturalist*, 104 : 25-35.
- TAYLOR, T.A. (1964). — Studies on the Nigerian yam beetles. II. Bionomics and control. *Journal of the West African Science Association*, 9 : 13-31.
- TROUPIN, G. (1962). — Monographie des Menispermacées Africaines. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer, Belgique*, Nouvelle Série, tome 13, fasc. 2.
- TROUSLOT, M.F. (1982). — Croissance et tubérisation chez quatre cultivars du groupe complexe *Dioscorea cayenensis*, *D. rotundata*. In : *Yams, Ignames*. J. Miège et S.N. Lyonga (eds.), Clarendon Press, Oxford : 118-146.
- TROUSLOT, M.F. (1983). — Analyse de la croissance et morphogénèse de l'igname *Dioscorea* complexe *D. cayenensis* - *D. rotundata*. Thèse, Université de Clermont-Ferrand II (ORSTOM, Paris) 1^{er} fasc. 247 pp., 2^e fasc., illustrations.
- WALKER, A. (1952). — Les *Dioscorea* du Gabon. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale*, 32 : 191-193.
- WALKER, A. & SILLANS, R. (1961). — *Les plantes utiles du Gabon*. Lechevalier, Paris, 614 pp.
- WILDEMAN, E. de (1937). — Quelques mots à propos des *Dioscorea* ou ignames. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agronomie Tropicale*, 17 : 517-523.
- WILDEMAN, E. de (1938). — *Dioscorea* alimentaires et toxiques espèces et variétés congolaises. *Mémoires de l'Institut Royal Colonial Belge, Sciences Naturelles*, 8 : 1-262.

APPENDICE : LISTE DES ÉCHANTILLONS

Dioscorea sansibarensis Pax

| | | | | | |
|----|------|-------|----------|----------|-------|
| SB | 474 | fl. ♂ | 03.11.82 | Mettè | RCA |
| AH | 4462 | st. | 14.03.83 | Mettè | RCA |
| AH | 4648 | st. | 30.11.83 | Makokou | Gabon |
| CD | 108 | st. | 23.07.82 | Bagandou | RCA |
| CD | 109 | st. | 23.07.82 | Bagandou | RCA |
| CD | 110 | st. | 23.07.82 | Bagandou | RCA |
| CD | 148 | st. | 03.11.82 | Makokou | Gabon |

Dioscorea preussii Pax

| | | | | | |
|-----|---------|--------------|----------|----------------------|-------|
| AH | 2753 | fr. imm. | 12.04.75 | Makokou | Gabon |
| AH | 4103 | st. | 06.01.81 | Makokou | Gabon |
| CD | 51 | st. | 16.06.82 | Kinga | RCA |
| All | 4156bis | st. | 20.06.82 | Bagandou | RCA |
| CD | 97 | fr. vieux | 10.07.82 | Bagandou | RCA |
| CD | 115 | st. | 05.08.82 | Bagandou | RCA |
| AH | 4213 | fr. | 12.07.82 | Makokou | Gabon |
| CD | 127 | fl. ♂ jeunes | 15.09.82 | Makokou | Gabon |
| AH | 4444 | fl. ♂ | 12.09.82 | Lac des Caïmans, RCA | |
| AH | 4445 | fl. ♀ | 12.09.82 | Lac des Caïmans, RCA | |
| SB | 471 | fl. ♀ | 01.11.82 | Zomia | RCA |
| SB | 490 | fl. ♂ | 04.11.82 | Mettè | RCA |
| SB | 632 | fr. | 21.02.83 | Zomia | RCA |
| CD | 162 | fl. ♂ | 28.02.83 | Makokou | Gabon |
| CD | 169 | fl. ♀ | 09.03.83 | Makokou | Gabon |

Dioscorea bulbifera L.

| | | | | | |
|-----|------|----------|----------|----------|-------|
| AH | 4170 | st. | 23.06.82 | Bagandou | RCA |
| CD | 93 | fl. ♂ | 09.07.82 | Bagandou | RCA |
| CD | 102 | fl. ♂ | 21.07.82 | Bagandou | RCA |
| All | 4282 | fl. ♂ | 03.08.82 | Makokou | Gabon |
| AH | 4438 | fl. ♂ | 06.09.82 | Makokou | Gabon |
| AH | 4447 | fl. ♂ | 13.09.82 | Sébala | RCA |
| AH | 4449 | fr. imm. | 13.09.82 | Sébala | RCA |
| CD | 133 | fl. ♂ | 05.10.82 | Makokou | Gabon |
| CD | 165 | fl. ♀ | 28.02.83 | Makokou | Gabon |
| CD | 166 | fl. ♀ | 28.02.83 | Makokou | Gabon |
| CD | 171 | fl. ♀ | 14.03.83 | Makokou | Gabon |

Dioscorea dumetorum (Kunth.) Pax

| | | | | | |
|-----|------|-----------|----------|--------------------------|-----|
| CD | 8 | st. | 19.05.82 | Bagandou | RCA |
| AH | 4125 | st. | 18.06.82 | Bagandou | RCA |
| AH | 4156 | st. | 20.06.82 | Bagandou | RCA |
| CD | 100 | fl. ♂ | 17.07.82 | Boda | RCA |
| AH | 4446 | st. | 12.09.82 | Région Bangui, RCA | |
| AH | 4448 | fl. ♂ | 13.09.82 | Sébala | RCA |
| SB | 493 | fl. ♂ | 05.11.82 | Zomia | RCA |
| SB | 532 | fl. ♂ | 13.11.82 | Zomia | RCA |
| SB | 485 | st. | 04.11.82 | Mettè | RCA |
| SB | 634 | fl. ♂ | 02.83 | Zomia | RCA |
| All | 4641 | fr. vieux | 26.11.83 | Kasamabike | |
| | | | | 20 km Est La Lopé, Gabon | |

Dioscorea birtiflora Benth.

| | | | | |
|---------|------------------|----------|--------------------------|-----|
| AH 4552 | st. | 20.05.83 | Mettè | RCA |
| AH 4615 | fr. imm. | 17.11.83 | Sibut | RCA |
| AH 4616 | fr. imm. | 17.11.83 | Sibut | RCA |
| AH 4619 | fl. ♂ (vieilles) | 17.11.83 | Sibut | RCA |
| AH 4639 | st. | 26.11.83 | 25 Km Est La Lopé, Gabon | |

Dioscorea semperflorens Uline

| | | | | |
|---------|-----|----------|----------------------|-------|
| CD 119 | st. | 10.08.82 | Akao | RCA |
| CD 120 | st. | 10.08.82 | Akao | RCA |
| AH 4232 | st. | 11.07.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4233 | st. | 11.07.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4432 | st. | 29.08.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4434 | st. | 29.08.82 | Makokou | Gabon |
| CD 145 | st. | 26.10.82 | route Bélinga, Gabon | |
| CD 146 | st. | 28.10.82 | Makokou | Gabon |
| SB 512 | st. | 11.11.82 | Zomia | RCA |
| SB 656 | fr. | 02.83 | Zomia | RCA |
| AH 4492 | st. | 17.05.83 | Mettè | RCA |
| AH 4455 | st. | 20.05.83 | Marigot Wanba, RCA | |

Dioscorea praehensilis Benth.

| | | | | |
|---------|-----------|----------|----------------------|-----|
| AH 4158 | st. | 20.06.82 | Bagandou | RCA |
| CD 81 | st. | 21.06.82 | Bagandou | RCA |
| AH 4171 | fr. vieux | 23.06.82 | Bagandou | RCA |
| AH 4443 | fl. ♀ | 12.09.82 | Lac des Gaïmans, RCA | |
| SB 484 | st. | 04.11.82 | Mettè | RCA |
| SB 492 | fl. ♂ | 05.11.82 | Zomia | RCA |
| SB 531 | fr. imm. | 13.11.82 | Zomia | RCA |
| SB 537 | fl. ♂ | 17.11.82 | Zomia | RCA |
| SB 543 | fl. ♂ | 19.11.82 | Zomia | RCA |
| SB 631 | fr. | 21.02.83 | Loko | RCA |
| AH 4538 | st. | 20.05.83 | Loko | RCA |
| SB 630 | fr. | 21.07.83 | Zomia | RCA |

Dioscorea mangelotiana J. Miège

| | | | | |
|---------|-----------|----------|----------|-------|
| AH 4160 | st. | 21.06.82 | Bagandou | RCA |
| CD 107 | st. | 22.07.82 | Bagandou | RCA |
| AH 4200 | fr. vieux | 07.07.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4229 | st. | 11.07.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4231 | st. | 11.07.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4294 | fr. imm. | 08.08.82 | Makokou | Gabon |
| CD 149 | st. | 03.11.82 | Makokou | Gabon |
| CD 150 | st. | 03.11.82 | Makokou | Gabon |
| CD 153 | st. | 03.11.82 | Makokou | Gabon |
| CD 155 | fl. ♀ | 03.12.82 | Makokou | Gabon |
| CD 158 | fl. ♀ | 06.02.83 | Makokou | Gabon |
| CD 273 | st. | 30.11.83 | Makokou | Gabon |
| AH 4493 | st. | 06.02.83 | Makokou | Gabon |
| AH 4530 | st. | 17.05.83 | Mettè | RCA |
| AH 4535 | st. | 20.05.83 | Loko | RCA |
| AH 4560 | vieux fr. | 20.05.83 | Mettè | RCA |

Dioscorea buxifolia J. Miège

| | | | | |
|----------|-------|----------|-------------------------|-------|
| CD 64 | fl. ♂ | 17.06.82 | Bagandou | RCA |
| AH 4151 | st. | 20.06.82 | Bagandou | RCA |
| CD 64bis | fl. ♀ | 14.08.82 | Bagandou | RCA |
| AH 4234 | st. | 11.07.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4285 | fl. ♀ | 01.08.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4287 | fl. ♂ | 03.08.82 | Makokou | Gabon |
| CD 124 | fl. ♂ | 02.09.82 | Makokou | Gabon |
| CD 141 | st. | 22.10.82 | Route de Bélinga, Gabon | |
| CD 151 | st. | 03.11.82 | Makokou | Gabon |
| CD 168 | fr. | 04.03.83 | Makokou | Gabon |
| CD 175 | fl. ♂ | 17.03.83 | Makokou | Gabon |
| CD 188 | fl. ♂ | 26.07.83 | Makokou | Gabon |
| CD 189 | fl. ♂ | 26.07.83 | Makokou | Gabon |
| CD 192 | fl. ♂ | 02.08.83 | Makokou | Gabon |
| CD 193 | fl. ♂ | 02.08.83 | Makokou | Gabon |
| CD 196 | st. | 25.08.83 | Makokou | Gabon |
| CD 207 | fl. ♀ | 17.11.83 | Makokou | Gabon |
| CD 217 | st. | 30.11.83 | Makokou | Gabon |
| CD 218 | st. | 30.11.83 | Makokou | Gabon |
| CD 219 | st. | 30.11.83 | Makokou | Gabon |
| SB 486 | st. | 04.11.82 | Mettè | RCA |
| AH 4464 | st. | 14.05.83 | Mettè | RCA |
| AH 4471 | st. | 16.05.83 | Mettè | RCA |
| AH 4477 | st. | 16.05.83 | Mettè | RCA |
| AH 4649 | st. | 30.11.83 | Makokou | Gabon |

Dioscorea smilacifolia de Wild.

| | | | | |
|---------|-----------|----------|--------------------------|-------|
| CD 11 | fl. ♀ | 20.05.82 | Kinga | RCA |
| CD 71 | st. | 20.07.82 | Bagandou | RCA |
| CD 77 | st. | 21.06.82 | Bagandou | RCA |
| AH 4270 | st. | 27.07.82 | Makokou | Gabon |
| SB 547 | vieux fr. | 19.11.82 | Zomia | RCA |
| SB 622 | fr. imm. | 13.02.83 | Zomia | RCA |
| SB 487 | st. | 04.11.82 | Mettè | RCA |
| AH 4475 | st. | 16.05.83 | Mettè | RCA |
| AH 4497 | fr. vieux | 19.05.83 | Loko | RCA |
| AH 4638 | fr. vieux | 26.11.83 | 29 km Est La Lopé, Gabon | |

Dioscorea minutiflora Engl.

| | | | | |
|---------|----------|----------|---------------------------|-------|
| AH 4164 | st. | 21.06.82 | Bagandou | RCA |
| CD 116 | st. | 10.08.82 | Akao | RCA |
| AH 4236 | st. | 11.07.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4279 | fr. imm. | 02.08.82 | Makokou | Gabon |
| CD 149 | st. | 03.11.82 | Makokou | Gabon |
| CD 150 | st. | 03.11.82 | Makokou | Gabon |
| CD 153 | st. | 03.11.82 | Makokou | Gabon |
| CD 155 | fl. ♀ | 03.12.82 | Makokou | Gabon |
| CD 158 | fl. ♀ | 06.02.83 | Makokou | Gabon |
| CD 223 | st. | 30.11.83 | Makokou | Gabon |
| SB 545 | fl. ♀ | 19.11.82 | Zomia | RCA |
| SB 626 | fr. | 13.02.82 | Zomia | RCA |
| SB 629 | fl. ♂ | 13.02.82 | Zomia | RCA |
| SB 638 | fr. | 24.02.83 | Zomia | RCA |
| AH 4625 | fl. ♂ | 20.11.83 | Forêt de la Mondah, Gabon | |
| AH 4626 | fr. | 20.11.83 | Forêt de la Mondah, Gabon | |

Dioscorea quartaniana A. Rich.

| | | | | |
|---------|----------|----------|-------|-----|
| AH 4614 | fr. imm. | 17.11.83 | Sibut | RCA |
|---------|----------|----------|-------|-----|

Dioscorea sagittifolia Pax

| | | | | |
|---------|----------|----------|-------|-----|
| AH 4623 | fr. imm. | 17.11.83 | Sibut | RCA |
|---------|----------|----------|-------|-----|

Dioscorea cf. leucoides De Wild.

| | | | | |
|---------|----------|----------|-------|-------|
| AH 4622 | fr. imm. | 17.11.83 | Sibut | Sibut |
|---------|----------|----------|-------|-------|

Dioscoreophyllum cumminsii (Stapf.) Diels

| | | | | |
|---------|-----|----------|----------|-------|
| AH 4159 | st. | 20.06.82 | Bagandou | RCA |
| AH 4238 | fl. | 16.07.82 | Makokou | Gabon |
| CD 161 | fl. | 16.02.83 | Makokou | Gabon |

Dioscoreophyllum sp.

| | | | | |
|---------|------------|----------|---------|-------|
| AH 4227 | fl. jeunes | 11.07.82 | Makokou | Gabon |
| CD 156 | fl. | 16.02.83 | Makokou | Gabon |

Jateorhiza macrocarpa (Hook. f.) Exell. & Meud.

| | | | | |
|---------|----------|----------|----------|-------|
| AH 4163 | st. | 21.06.82 | Bagandou | RCA |
| AH 4283 | fr. imm. | 03.08.82 | Makokou | Gabon |
| CD 184 | st. | 04.11.82 | Makokou | Gabon |
| CD 216 | fl. | 30.11.83 | Makokou | Gabon |

Stephania lactificata (Miers) Benth.

| | | | | |
|---------|-----|----------|---------|-------|
| AH 2538 | fr. | 10.02.75 | Makokou | Gabon |
| AH 4403 | st. | 14.08.82 | Makokou | Gabon |

Lavigeria macrocarpa (Oliv.) Pierre

| | | | | |
|---------|-----|----------|------------|-------|
| AH 2540 | fr. | 19.02.75 | Makokou | Gabon |
| AH 2977 | fr. | 26.10.79 | Makokou | Gabon |
| AH 4661 | fl. | 08.12.83 | Makokou | Gabon |
| AH 4627 | fr. | 17.11.83 | Libreville | Gabon |

Ipocissia mannii Oliv.

| | | | | |
|---------|------------|----------|---------|-------|
| AH 4212 | fl. et fr. | 07.07.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4217 | st. | 08.07.82 | Makokou | Gabon |
| AH 4662 | st. | 24.11.83 | La Lopé | Gabon |
| CD 143 | st. | 22.10.82 | Makokou | Gabon |

Combretum platypterum Hutch. & Dalz.

Plusieurs échantillons de ces dernières espèces

Atractocarpa olyraeformis Franch.

ont été récoltés

Asparagus warneckeii (Engl.) Hutch.*Gloriosa superba* L.*Anchomanes difformis* Engl.*Cynastrium cordifolium* Oliv.*Snetum africanum* Welw.*Gnetum bulchozianum* Engl.

AH = A. HADJIK,

CD = C. DUCATILLON,

SB = S. BAHUCHET et C.M. HADJIK